F. A. F. C. Went

ELEMENTE

DER

WISSENSCHAFTLICHEN BOTANIK.

DRITTER BAND.

BIOLOGIE.

Mit 60 Textillustrationen und einer botanischen Erdkarte.

VON

Dr. JULIUS WIESNER,

o. ö. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und Director des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität, wirkl. Mitglied der kaiserl. Akademie der Wissenschaften etc.

WIEN 1889.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

Rothenthurmstrasse 15.

BIOLOGIE DER PFLANZEN.

MIT EINEM ANHANG:

DIE HISTORISCHE ENTWICKLUNG DER BOTANIK.

VON

Dr. JULIUS WIESNER,

o. ö. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und Director des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität, wirkl. Mitglied der kaiserl. Akademie der Wissenschaften etc.

Mit 60 Textillustrationen und einer botanischen Erdkarte.

WIEN 1889.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

Rothenthurmstrasse 15.

Vorwort.

Der grosse Aufschwung, welchen die Biologie der Pflanzen in den letzten Jahren genommen, und die förderliche Rückwirkung dieses modernen Wissenszweiges auf fast alle anderen botanischen Disciplinen haben mich bestimmt, diese Materie bei der Neuauflage meiner „Elemente der wissenschaftlichen Botanik“ einer eingehenderen Bearbeitung zu unterziehen und ihr einen grösseren Umfang einzuräumen.

In der ersten Auflage der „Elemente“ bildete die Biologie einen Theil des zweiten Bandes; nunmehr erscheint sie als dritter Band, äusserlich in sich abgeschlossen dem Leser entgegentretend, im Grunde aber doch organisch verwebt mit dem Inhalte der übrigen Theile dieses Werkes zu einem einheitlichen Ganzen.

Der erste Abschnitt wurde vollständig umgearbeitet, der zweite und dritte entsprechend den neuen Errungenschaften der Forschung ergänzt und berichtigt, der vierte neu angefügt.

Wohl war ich auch bei Gestaltung des vorliegenden Bandes bestrebt, meinem schon in der Vorrede zum ersten Bande ausgesprochenen Principe treu zu bleiben: aus dem vorhandenen Wissenschatze nur das Gesichertste und Wichtigste auszuwählen; allein ich konnte diesem Grundsatze nicht immer treu bleiben. Denn gerade auf dem heute so überaus reich gepflegten Gebiete der botanischen Biologie treibt und gährt es allenthalben, weniges ist völlig geklärt, vieles unsicher, das meiste in Umgestaltung begriffen, überall treten dem Suchenden Lücken entgegen.

So war ich zum Zwecke einer wohlgegliederten Darstellung genöthigt, manche noch der Bestätigung harrende Angaben zu verwenden, manche eigene noch unveröffentlichte Beobachtung heranzuziehen, zur Ausfüllung der fühlbarsten Lücken die Er-

gebnisse eigens angestellter Untersuchungen zu benützen und hier und dort selbständige, noch nicht publicirte Ansichten und Erklärungsversuche vorzutragen, Vornahmen, welche ich in den beiden ersten Bänden aus guten Gründen absichtlich vermied.

Dass ich überall bestrebt war, thatsächlich Begründetes gegenüber Speculationen von zweifelhaftem Werthe in den Vordergrund zu stellen, wird dem Buche wohl ebenso zugute kommen wie der Umstand, dass die Sichtung des zum grossen Theile von Botanikern der systematischen Richtung herbeigeschafften Materiales von Seite eines Physiologen vorgenommen wurde.

Wien, im Februar 1889.

J. Wiesner.

Inhalts-Uebersicht.

Berichtigung störender Druckfehler.

S. 50, 2. Z. v. unten lies: Im Taimyrlande.
S. 105, 3. Z. v. unten lies: *Rhizophora.*
S. 163, 9. Z. v. unten lies: *Dicliptera assurgens Gris.*
S. 239, 1. Z. v. unten lies: Montebaxo.

theilung die Ergebnisse der Forschung um verschiedene Centren gruppiren mussten, und dies wurde die Veranlassung zur Trennung der Lehre vom Leben in mehrere Disciplinen.

Stellt man zunächst die Fragen, welche die Physiologie (*sensu stricto*) discutirt, jenen gegenüber, mit denen es die Biologie in unserem Sinne zu thun hat, so ergibt sich zwischen beiden bereits ein sehr beträchtlicher Unterschied. Auf der einen Seite stehen Probleme, welche, wie Transspiration, Saftleitung, Athmung, Assimilation u. s. w., einer genauen physikalischen oder chemischen Untersuchung zugänglich gemacht werden konnten, auf der anderen Seite hingegen zumeist Probleme, welchen wir mit exacten naturwissenschaftlichen Methoden noch nicht beizukommen vermögen, um es mit Einem Worte zu sagen, die sogenannten vitalistischen Probleme.

Was durch Anwendung exacter Methoden auf das Studium des Lebens an Forschungsergebnissen gewonnen wurde, gestaltete sich vielfach zur Physiologie; der auf exacte Weise derzeit noch nicht zu behandelnde Rest, die vitalistischen Processe, bilden den Hauptinhalt der Biologie.

Da aber die vitalistischen Processe nach und nach zu mechanischen werden, wie die Geschichte der Erkenntniss des Lebens bisher schon so reichlich gelehrt hat, so gestaltet sich die Grenze zwischen Physiologie und Biologie vielfach zu einer blos zeitlichen.

Ein anderer Unterschied zwischen diesen beiden Disciplinen wird bemerklich, wenn man die in ihnen herrschenden Methoden in's Auge fasst. Während die Physiologie sich der inductiven Methode, und insbesondere der chemischen und physikalischen Untersuchungsweise bedient, gelangt die Biologie vornehmlich auf dem Wege der Speculation zu den erstrebten Resultaten.

Freilich zeigt sich auch hier wieder die Zusammengehörigkeit beider; denn auch die Physiologie muss, gleich jeder anderen Naturwissenschaft, zeitweilig die Speculation heranziehen, um rasch neue Wege der Induction zu erschliessen, oder um den oft schleppenden Gang der Induction abzukürzen, und auch die Biologie wird nur aus dem thatsächlich Erhobenen eine zureichende Basis für ihre Speculation gewinnen.

Auch sieht die Physiologie ihr Hauptziel in der Analyse der Lebenserscheinungen, während die Biologie gerade vornehmlich durch synthetische Behandlung der Thatsachen ihre Probleme zu

lösen sucht. Während beispielsweise die Physiologie durch experimentelle Isolirung jeden einzelnen beim Saftsteigen betheiligten Factor zu finden trachtet, also diese Erscheinung analysirt, combinirt die Biologie alle theils inductiv gefundenen, theils speculativ erschlossenen Thatsachen, welche in Beziehung zum Leben und zur Entwicklung der Pflanzen stehen oder einstens standen, um die derzeitige Verbreitung der Pflanzen auf der Erdoberfläche zu erklären, und findet diese Wissenschaft auf synthetischem Wege den für die Befruchtung so wichtigen Zusammenhang zwischen Insectenbesuch und Blütheneinrichtung.

Je strenger die Physiologie ihres Amtes waltet, d. h. je mehr sie sich in ihrem Gebiete der einzig und allein zu sicheren Resultaten führenden Methode der Induction bedient, desto deutlicher wird der Unterschied zwischen ihr und der Biologie, und durch die grosse Mannigfaltigkeit der verwendeten Methoden wird der so verschieden abgestufte Unterschied zwischen Physiologie und Biologie verursacht.

Die Bedeutung der Biologie in unserem Sinne lässt sich nicht besser als durch den Hinweis auf die Thatsache beleuchten, dass derzeit die grössten Probleme des Lebens gerade ihr zufallen. Auch gelangte sie bereits trotz ihrer Jugend zu bedeutungsvollen Resultaten und unterscheidet sich deshalb auf das schärfste von der Naturphilosophie *), welche ja auch auf dem Wege der Speculation die heute im Bereiche der Biologie liegenden Fragen lösen wollte. Da aber die Biologie ihren Speculationen eine möglichst breite thatsächliche Unterlage gibt, gewinnen ihre Hypothesen — namentlich die bedeutungsvolle Lehre Darwin's, welche die Epoche der biologischen Forschung geradezu inaugurirte — Halt und Stütze und erweisen sich, gleich den Hypothesen der Physik, in höchstem Masse fruchtbringend und günstig rückwirkend auf alle Zweige der Naturgeschichte. Viele verwickelte Verhältnisse, wie die Entstehung der Arten und die ohne Rücksicht auf die doch nur speculativ erfassbare Entwicklung der Pflanzenwelt gar nicht zu begreifende Vertheilung der Gewächse auf der Erdoberfläche, sind durch die Forschungsweise der Biologie unserem Verständniss nähergebracht worden.

Freilich darf nicht übersehen werden, dass jede auch noch so tief erdachte Speculation, wie die Ausschreitungen der Natur-

---

*) S. hierüber den Anhang: „Die historische Entwicklung der Botanik".

philosophie lehrten, auch ihre Schattenseiten hat: sie kann zu den gröbsten Irrthümern verleiten. Gerade auf biologischen Forschungsgebieten ist demnach die grösste Vorsicht geboten, und gerade der Biologe soll nie vergessen, dass nur die Thatsachen den Prüfstein jeder speculativen Lehre bilden, und dass der reale Besitz der Naturwissenschaft nicht weiter als ihr Thatsachenschatz reicht.

Organismen und Anorganismen. Die Organismen unterscheiden sich von den Anorganismen hauptsächlich durch folgende Eigenthümlichkeiten:

1. durch die Fähigkeit, Substanz von aussen aufzunehmen und daraus bestimmte andere, für den Aufbau des eigenen Körpers taugliche zu erzeugen (Assimilation);

2. durch die Fähigkeit, ihresgleichen hervorzubringen (Fortpflanzung, Erblichkeit);

3. durch die Abhängigkeit von äusseren Existenzbedingungen, welche bei den Organismen innerhalb weitaus engerer Grenzen gebannt sind, als dies bezüglich der Anorganismen gewöhnlich der Fall ist;

4. durch die Fähigkeit, innerhalb gewisser Grenzen veränderlich zu sein und sich in der Regel als Ganzes oder in den Theilen den gegebenen Existenzbedingungen anzuschmiegen (Variation, Anpassung).

5. Es unterscheiden sich die Organismen von den unorganischen Körpern auch durch eine viel schärfer ausgeprägte Individualisirung. Der Individuenbegriff ist im anorganischen Reiche abstracter, denn wenn auch der Krystall gewöhnlich als das Individuum des Mineralreiches betrachtet wird, so sind doch in jedem Fragmente eines Krystalles wie in jedem Bruchstücke eines amorphen Minerals oder in einer beliebigen Flüssigkeitsmenge alle charakteristischen chemischen und physikalischen Eigenthümlichkeiten des betreffenden Anorganismus zu finden, denn die Masse ist homogen, Alles ist hier im statischen Gleichgewichte. Anders bei den Organismen, an dessen Aufbau stets zahlreiche chemische Körper Antheil nehmen; hier befindet sich alles Lebende entweder im dynamischen Gleichgewichte oder in einer chemischen Umänderung; der Theil repräsentirt nicht das Wesen des Ganzen, erst die Theile zusammengenommen, in ihrer natürlichen Verbindung und nach aussen scharf abgegrenzt, bilden das uns im Pflanzen- und Thierreiche gleich anschaulich entgegentretende Individuum.

Die unter 1 bis 4 angeführten Eigenthümlichkeiten beruhen auf bestimmten Functionen; diese sind aber wieder der Ausdruck bestimmter Veränderungen, welche in gesetzmässiger Folge ablaufen (Rhythmik der Lebensprocesse). Durch diese fortwährenden Veränderungen setzen sich die Organismen in den schroffsten Gegensatz zu den Anorganismen, welche unter den äusseren Bedingungen ihres Entstehens unveränderlich bleiben, und die man deshalb im Vergleiche zu den Lebewesen als beharrliche Naturkörper bezeichnet.

Die Physiologie konnte sich bereits der Assimilationsfrage, desgleichen der meisten jener Probleme bemächtigen, welche aus dem Abhängigkeitsverhältniss von den äusseren Existenzbedingungen entspringen. In dieser Beziehung kann auf den ersten Band dieses Werkes verwiesen werden. Die Discussion über alle anderen Eigenthümlichkeiten der Pflanzen fällt hingegen, abgesehen von den rein morphologischen, schon im zweiten Bande abgehandelten Verhältnissen, der Biologie zu.

Innere Ordnung und Harmonie der Organismen. Alle Eigenthümlichkeiten der Organismen, welche diesen als solchen zukommen, beruhen auf einem Principe, welches man als das der inneren Ordnung und Harmonie bezeichnen kann, und das durch diesen Ausdruck auch genügend gekennzeichnet ist. Es gibt gar keine bis jetzt bekannt gewordene Aeusserung des Lebens, welche nicht auf dieses Princip hinwiese. Der Bestand des organischen Individuums ist nur durch dieses Princip gewährleistet. Jede Störung der inneren Ordnung und Harmonie sistirt entweder bestimmte Functionen, oder verursacht abnorme, den Organismus störende Zustände, Krankheit und bei besonders tiefen Eingriffen selbst den Tod. Es muss dieses Princip für alle im lebenden Organismus stattfindenden regulären Processe angenommen werden.

Die ausserordentlich complexe Zusammensetzung alles dessen, was organisirt ist, die leichte Zerlegbarkeit der meisten in den lebenden Theilen des Organismus vorkommenden Substanzen führt nothgedrungen auf eine uns derzeit noch unbekannte Ordnung und Harmonie der zahlreichen im Organismus gleichzeitig aufeinanderwirkenden Substanzen [8]). Alle physikalischen Processe laufen in den Organen in Ordnung und harmonisch zusammenwirkend ab, wie das unten zu schildernde Gesetz von der mechanischen Coïncidenz lehren wird.

Ordnung und Harmonie beherrschen alle im Organismus auftretenden inneren Constructionen (Structuren). Nur durch die grösste Constanz in der Structur jenes Antheils des Protoplasma, welche die erblichen Eigenthümlichkeiten festhält (Idioplasma Nägeli's), ist die ausserordentliche zwischen Vorfahren und Nachkommen bestehende Uebereinstimmung zu erklären, näherliegender Beispiele nicht zu gedenken.

Zellen und Gewebe gleicher Abstammung entwickeln sich theils auf Grund äusserer Einflüsse, theils aus inneren, uns noch unbekannten Ursachen zu Zellen und Geweben von verschiedenem specifischen Charakter. Jede Zelle und jedes Gewebe bildet sich im harmonischen Verhältnisse zur Nachbarzelle, beziehungsweise zum Nachbargewebe aus. Dadurch kommen jene inneren Anpassungen zustande, welche als „gegenseitige Anpassung der Gewebe" schon im ersten Bande dieses Werkes angemerkt wurden. Die innere Anpassung erstreckt sich auch auf das gegenseitige Verhältniss der an dem Aufbau der Pflanze antheilnehmenden Organe, welches ja, soll der Organismus als solcher bestehen und functioniren, ein harmonisches sein muss. Es muss beispielsweise das Tragvermögen des Stammes im harmonischen Verhältnisse zum Gewichte der Baumkrone stehen, deren assimilirende Organe insoferne dieses Verhältniss reguliren, als sie das Material zum Aufbau des Stammes liefern. Die Unterhaltung der für das Leben der Holzgewächse so nothwendigen Transspiration setzt ein harmonisches Verhältniss zwischen Laub, Holz (als Hauptbahn des aufsteigenden Saftstromes) und Wurzel in jedem Baumindividuum voraus; die Störung dieses Verhältnisses setzt, wie wir sehen werden, der Entwicklung der Sprosse eine Grenze u. s. w.

Harmonisches Verhältniss der Organismen zur Aussenwelt. Jeder Organismus bildet mit seiner Umgebung eine bestimmte Einheit und als functionirendes Lebewesen erst mit der Aussenwelt ein Ganzes, da nur bestimmte Einflüsse der Aussenwelt das Leben unterhalten. Nur wenn der Organismus sich mit der Aussenwelt in ein harmonisches Verhältniss setzen kann, ist er existenzfähig. Da die innere Ordnung und Harmonie der Organismen die Eigenthümlichkeiten der Nachkommen in enge Schranken hält, so kann das Eingehen in neue harmonische Verhältnisse zur Aussenwelt (Anpassung, äussere Anpassung) nicht immer erfolgen und kann nur successive, gewöhnlich erst im Laufe mehrerer oder vieler Generationen statthaben.

Ursachen der Lebensprocesse. Eine der grössten Schwierigkeiten im Studium der organischen Wesen besteht in der anscheinenden Einfachheit aller ihrer Aeusserungen und in der fast durchwegs complicirten Verursachung der Lebensprocesse. Allen einfachen Erscheinungen der unbelebten Welt, z. B. dem freien Fall eines Körpers, legen wir einfache Ursachen zu Grunde, und wir besitzen im Experiment eine sichere Handhabe, die Richtigkeit unserer Anschauung zu prüfen. Das Experiment leitet uns auch dort sicher, wo die Erscheinung complicirt ist, z. B. beim Wurf. Anders verhält es sich mit den Phänomenen der lebenden Welt. Es kann anscheinend nichts Einfacheres geben, als das Oeffnen der Blüthen, die organische Ablösung eines Blattes, das Aufsteigen des Wassers im Holze, die Transspiration eines Laubsprosses, die Annahme der fixen Lichtlage eines Blattes etc., wenn wir den Effect, wie er sich uns darbietet, betrachten; und doch haben wir hier Erscheinungen vor uns, die auf das Zusammenwirken mehrerer, oft zahlreicher Kräfte zurückgeführt werden müssen und die häufig trotz der anscheinenden Gleichartigkeit auf ganz verschiedenen Ursachen beruhen. Dass bei den uns vom mechanischen Standpunkte aus noch ganz unverständlichen vitalistischen Processen dies in viel erhöhterem Masse der Fall sein wird, als bei den bereits, wenigstens beiläufig, analysirten Phänomenen, leuchtet wohl ein.

Die naheliegendsten Ursachen vieler Lebenserscheinungen lassen sich, wie aus der heutigen Physiologie zu entnehmen, häufig unschwer auffinden; je weiter man aber in die Analyse dieser Erscheinungen eindringt, desto mehr erkennt man die Unvollkommenheit früherer — damals ausreichend erschienener — Erklärungen. Wer hätte beispielsweise zur Zeit, als das Oeffnen der Blüthen auf ungleiches Wachsthum der Perianthblätter zurückgeführt erschien, geahnt, dass viele Blüthen infolge des damals noch unbekannten absteigenden Wasserstromes sich öffnen, also unter Mitwirkung des unterhalb der Blüthen stehenden Laubes? Obgleich nun das mit den lebenden Pflanzen angestellte Experiment mit Sicherheit antwortet, wenn wir eine präcise Frage stellen und mit zweckentsprechenden Mitteln operiren, so sind wir in der Regel doch nicht im Stande zu sagen, wann das Problem vollständig gelöst ist; ein uns unbekannter Rest bleibt, besonders infolge unserer geringen Kenntniss der lebenden Substanz, des Protoplasma, derzeit bei Lösung fast jeder Frage stehen, welchen zu reduciren erst nach und nach möglich sein wird*).

Für die Beurtheilung jedes Lebensprocesses wird es sich demnach als zweckmässig erweisen, denselben als die combinirte Wirkung mehrerer Ursachen zu betrachten. Dass man durch diese Auffassung mehr gewinnt als durch die Annahme einfacher Ursachen oder gar durch den Versuch, heterogene Erscheinungen durch hypothetische Voraussetzungen auf eine Einheit zurückzuführen, möge folgendes Beispiel lehren. Ch. Darwin versuchte alle Bewegungen der Pflanzen auf eine Urbewegung zurückzuführen [5]). Er stellte die Hypothese auf, dass alle Bewegungen der Pflanzen nur Modificationen einer Urbewegung, der Circummutation, sind. Durch diese Hypothese ist bis jetzt nichts gewonnen worden. Hingegen gelang es, viele Bewegungen der Pflanzenorgane zu analysiren, d. h. auf specifische Einzelnbewegungen (Heliotropismus, Geotropismus etc.) zurückzuführen, und zu zeigen, dass manche complicirte Formen der „Circummutation" thatsächlich als Combinationsbewegungen sich erweisen [6]).

Das Gesetz von der mechanischen Coïncidenz im Organismus [7]). Die eben angeführte complicirte Verursachung einfach erscheinender Lebensprocesse hat ihren Grund in dem merkwürdigen einheitlichen Zusammenwirken heterogener mechanischer Kräfte, in dem Gesetz von der mechanischen Coïncidenz im Organismus, welches aber selbst wieder nur als ein Specialfall des Princips der inneren Ordnung und Harmonie im Organismus sich darstellt.

Das seinem Effecte nach so einfach erscheinende Phänomen der Emporschaffung des Wassers aus dem Boden in die oberen Theile der Pflanzen, der aufsteigende Wasserstrom, bildet ein gutes Beispiel zur Verdeutlichung dieses Gesetzes. Soweit dieser Process dort, wo er am vollendetsten zur Geltung kommt, nämlich bei den Holzgewächsen, analysirt ist, hat man Verdunstung, Diffusion und durch diese bedingte Druck- und Saugkräfte, Luftdruck, Capillarität und Imbibition als die dabei zu einheitlicher Wirkung verbundenen Factoren zu betrachten. Jede dieser Molecularkräfte für sich ist zur Emporschaffung des Wassers geeignet, und wir finden auch thatsächlich, besonders bei niederen Pflanzen, jede einzeln zur Vollziehung des ganzen Processes fast hinreichend. So heterogen diese Molecularkräfte auch sind, so vereinigen sie sich bei vollkommener Gesammtorganisation der Pflanzen zu einheitlicher Leistung.

Je tiefer man in die Analyse der Lebensvorgänge eindringt, desto mehr stellt sich die allgemeine Giltigkeit dieses Gesetzes

heraus. Mit Rücksicht auf die Ausführungen des früheren Paragraphen wird man wohl erkennen, dass die Beachtung dieses Gesetzes für die Erklärung der Lebensvorgänge von einiger Wichtigkeit ist.

Bedeutung der Anpassung. Formen derselben. Wie schon erwähnt, gehört die Eignung der Organismen, sich den gegebenen Existenzbedingungen anzupassen, zu den charakteristischesten und wichtigsten Eigenthümlichkeiten der Pflanzen. Diese Fähigkeit geht aus schon früher angegebenen Gründen nur bis zu einer gewissen Grenze. Innerhalb bestimmter Grenzen ist aber die Anpassungsfähigkeit der Pflanzen eine ausserordentlich grosse. Dieselbe tritt uns beinahe in allen Lebensprocessen, in der Ausbildungsweise aller Organe und Gewebe oft in höchst augenfälliger Weise entgegen.

Die ganze Lebensweise der Gewächse beruht auf Anpassungsverhältnissen, und die morphologische Ausbildung ihrer Organe wird erst unter dem Gesichtspunkte der Anpassung verständlich. Da alle jene Organismen, welche den gegebenen Verhältnissen sich nicht genügend anpassen konnten, existenzunfähig sind oder nur ein wenig gesichertes Dasein führen, so wird es begreiflich, warum uns in der Pflanzenwelt zumeist nur zweckmässig eingerichtete, d. i. den gegebenen Bedingungen angepasste Organismen entgegentreten.

Unter welchen Verhältnissen die Pflanze auch gedeihen mag, immer finden wir sie als Ganzes und in allen ihren Theilen den äusseren Lebensbedingungen angepasst. Im Einzelnen ergeben sich, wie wir sehen werden, in dieser Beziehung charakteristische Eigenthümlichkeiten der Organisation; im Allgemeinen ist das Gedeihen der äussere Ausdruck der Anpassung.

Die Formen der Anpassungen werden aber dann höchst auffällig, wenn eine oder mehrere Vegetationsbedingungen in extremer Weise sich geltend machen. Wir sehen dann die Anpassung an diese Lebensbedingungen die Form von Schutzeinrichtungen annehmen. Wir werden in der Folge zahlreiche Einrichtungen kennen lernen, welche unverkennbar dazu dienen, die Pflanzen oder ihre Theile gegen übermässige Beleuchtung, Erwärmung, gegen zu starke Verdunstung u. s. w. zu schützen.

In vielen Fällen führt die Anpassung zu specifischen Einrichtungen, deren nützliche Rückwirkung auf die Pflanze

gleichfalls nicht zu verkennen ist, was in dieser Einleitung durch ein Beispiel anschaulich gemacht werden soll. Wenn die Tragkraft des Stammes nicht mehr im richtigen Verhältnisse zum Gewichte der zu tragenden Organe steht, so wird sich die Pflanze noch zu erhalten vermögen, wenn sie ihre Stütze ausserhalb des Organismus sucht; wir finden sie dann bei geringem Licht- und Verdunstungsbedürfniss dem Boden aufliegend oder auf demselben weiterkriechend. Vermag sie aber ihre Blätter der Luft und dem Lichte genügend zu exponiren, indem sie durch Ranken sich festhält, durch schlingende Stengel, überhaupt durch Kletterorgane, so wird sie trotz der Schwäche des Stammes ihr Licht- und Verdunstungsbedürfniss befriedigen können. Die Kletterorgane mögen als Beispiel solcher specifischer Einrichtungen dienen.

Erklärung der Anpassung. So wie es gelang, die Assimilationsvorgänge im naturwissenschaftlichen Sinne zu erklären oder eine solche Erklärung anzubahnen, so wird es vielleicht auch dermaleinst möglich sein, die anderen oben genannten, die Eigenart der Organismen begründenden Processe auf ihre Ursachen zurückzuführen. Derzeit sind wir aber noch gar nicht im Stande, die Erblichkeit und die Fortpflanzung causal zu erklären, trotz der grossen Summe von Erfahrung, welche über beide sowohl vom morphologischen, als vom Standpunkte der Abstammungslehre gesammelt wurde.

Hingegen lässt sich jetzt schon mancher Erklärungsversuch der Anpassungserscheinungen unternehmen. Man kann wohl jetzt schon die Anpassungsfähigkeit als eine im Organismus begründete Eigenthümlichkeit betrachten, welche gleich der Assimilation, Erblichkeit und Fortpflanzungsfähigkeit unzertrennbar mit dem lebenden Organismus verbunden ist und den Grundcharakter alles Lebenden ausmacht; aber, in diesem Umfange betrachtet, gibt es derzeit noch keine Erklärung der Anpassung. Hingegen gelingt es, in einzelnen Fällen eine Erklärung zu geben, wie aus folgendem Beispiele hervorgehen dürfte. Indem die äusseren Bedingungen die Transspiration steigern, sehen wir, von einer gewissen Grenze an, die Blätter ihre Transspiration einschränken, sich also den äusseren Verhältnissen anpassen. Die „Sonnenblätter“ transspiriren unter sonst gleichen Verhältnissen weniger als die „Schattenblätter“ desselben Baumes, überhaupt derselben Pflanzenart. Wir sehen das der Sonnenbeleuchtung ausgesetzte Laub, die „Sonnenblätter“, sich so umgestalten, dass es sich, wie es ja der Bestand der betreffenden Pflanze fordert, vor zu starker Verdunstung

schützt. Die starke Erwärmung und indirect auch die starke Beleuchtung des Laubes verringert die Quellung der Zellmembranen und setzt selbst deren Quellungsfähigkeit herab. Die nothwendige Folge davon ist die Verringerung der Transspiration; diese führt aber selbst wieder mit mechanischer Nothwendigkeit, wie wir später noch sehen werden, zu einer Reduction der Transspirationsorgane. Wir werden später noch manche andere derartige, den Charakter von Selbstregulirungen annehmender Anpassungserscheinungen kennen lernen.

Es lässt sich indess auch aus dem Gesetze von der mechanischen Coïncidenz im Organismus eine allgemeiner geltende Erklärung der Anpassungserscheinungen ableiten, wie folgende Betrachtung lehrt. Indem ein Organ einer Pflanze eine bestimmte Function übernimmt, geschieht dies anfänglich in einfacher Weise und mit geringem Erfolge. Nach und nach wird die Wirkung eine vollkommenere, wenn nämlich durch mechanische Coïncidenz verschiedene Kräfte zu der zu erstrebenden Leistung herangezogen werden. Je mehr mechanische Factoren hiebei zusammenwirken, desto mehr wird der Erfolg gesichert, desto mehr wird in dem betreffenden Organe die Fähigkeit zu der bestimmten Leistung befestigt. Da nun die einzelnen mechanischen Kräfte im Organismus sich sowohl zu combiniren, als zu substituiren vermögen, so ist diesem in der mechanischen Coïncidenz ein wichtiges Mittel gegeben, unter geänderten Bedingungen zu existiren, mit anderen Worten: geänderten Bedingungen sich anzupassen.

Die Lebenskraft. Alle Lebensprocesse beruhen auf der Wirksamkeit mechanischer Kräfte. Diese Auffassung theilt heute die überwiegende Mehrzahl der Naturforscher. Dieselbe soll auch allen nachfolgenden Darstellungen zu Grunde gelegt werden.

Da aber von mancher Seite das Leben noch immer als etwas Eigenartiges angesehen wird, das in seinem innersten Wesen mit den Kräften der Materie überhaupt, oder doch mit den uns bekannten Kräften der Materie nichts zu thun habe, so wird die folgende kurze Discussion über die Lebenskraft nicht überflüssig sein. Dieselbe hat hauptsächlich den Zweck zu zeigen, inwieweit die Annahme einer specifischen Lebenskraft Berechtigung hat, und wie wir die Functionen des Lebens mit unseren Kenntnissen über die Kräfte der Materie in Einklang bringen können.

Da Erblichkeit, Fortpflanzung und viele andere Eigenthümlichkeiten der Organismen mechanisch noch nicht gedeutet werden

konnten, uns sogar derzeit jeder Anhaltspunkt fehlt, eine plausible hypothetische, aber auf naturwissenschaftlicher Basis beruhende Erklärung dieser Charaktere ausfindig zu machen, so sind wir noch weit entfernt, den Satz, dass alle Lebensprocesse auf der Wirksamkeit mechanischer Kräfte beruhen, als bewiesen hinstellen zu dürfen. Aber aus dem derzeitigen Unvermögen, diesen Satz zu beweisen, lässt sich nicht die Berechtigung ableiten, im Leben ein von den materiellen Kräften unabhängiges Princip zu erblicken.

Die Gründe, welche zur Abweisung einer besonderen Lebenskraft nöthigen, sind hauptsächlich folgende.

Die Substanzbildung einer grünen, selbständig assimilirenden Pflanze beruht, wie wir heute bestimmt wissen, auf der Aufnahme durchaus unorganischer Stoffe, welche theils aus der Atmosphäre, theils aus dem Boden, beziehungsweise aus den natürlichen Wässern stammen. Sieht man von jener verschwindend kleinen, übrigens auch auf anorganische Nährstoffe zurückzuführende Substanzmenge ab, welche durch den Keim auf die sich entwickelnde Pflanze übertragen wird, so ist Alles, was dieselbe an Stoff besitzt, aus Materialien gebildet, welche von aussen in ihren Organismus eingetreten sind. Das Leben der Pflanze ist also an Substanzen gebunden, welche als todter Stoff in ihren Körper eingetreten sind. Nur durch die Verbindung der Atome zu Molekülen organischer Substanzen und durch deren gegenseitige Wirkung entsteht das Lebende. Es sind also die den Atomen ursprünglich eigenthümlichen Eigenschaften, welche in ihren Verbindungen und gegenseitigen Wirkungen im Organismus zur Geltung kommen.

Was für eine andere Annahme bleibt noch übrig? Die todte, als Nahrung aufgenommene Substanz wird in der Pflanze allerdings erst unter Mitwirkung des Lebenden selbst lebend. Aber hat dieses nicht selbst wieder seinen Ursprung im leblosen Stoff? Gesetzt, man wollte das Lebende als etwas von Ewigkeit her gleich dem Stoff Gegebenes, aber von diesem wesentlich Verschiedenes annehmen. Was soll dieses Lebenverursachende sein? Ein unwägbarer Stoff oder jene von der Materie unabhängig gedachte „separable Kraft“ [8]), welche in früherer Zeit so oft als das das Leben verursachende Princip genannt wurde? Jede dieser Annahmen hat sich — wie die Geschichte der Wissenschaft lehrt — als eine völlig nutzlose Hypothese erwiesen.

Ebensowenig lässt sich eine specifische Lebenskraft aufrechterhalten, wenn man auf die Frage des Ursprungs der Lebewesen eingeht. Es kann heute wohl keinem Zweifel unterliegen, dass unsere Erde — und ein Gleiches gilt für jeden anderen Himmelskörper — sich einmal in gasförmigem, beziehungsweise in feurigflüssigem Zustande befand, mithin Temperaturen herrschten, welche den Bestand alles Organischen, mithin des Lebens, unmöglich machten. Man muss also annehmen, dass das Leben ursprünglich aus dem Leblosen hervorgegangen sei, nachdem die Himmelskörper sich so weit abkühlten, bis die Existenz lebender Wesen möglich wurde.

Weist man die Annahme einer Urzeugung zurück, so gelangt man bezüglich der Frage über die Herkunft der Organismen auf der Erde und überhaupt der Himmelskörper wieder nur zu einer fruchtlosen Hypothese: man muss, um die Frage der Urzeugung zu umgehen, annehmen, dass gleich dem Stoff das Lebende seit Ewigkeit besteht. Um dieses Princip, welches man gewissermassen als drittes Grundgesetz der Natur, als „Gesetz von der Erhaltung des Lebens", dem Gesetz der Erhaltung der Kraft und dem Gesetz der Erhaltung des Stoffes an die Seite gestellt hat [9]), zu retten, bleibt nur zweierlei übrig: die Kant-Laplace'sche Lehre zu leugnen, oder anzunehmen, dass das Lebende gleich der todten Materie auch bei der höchsten Temperatur, welche je die Himmelskörper annahmen, bestandfähig bleibt.

Das stärkste Argument gegen die Annahme einer specifischen Lebenskraft gibt uns aber die Geschichte der Naturwissenschaften an die Hand. Als die „Lebenskraft" auftauchte, wurde jede Erscheinung des Lebens auf diese zurückgeführt, bekanntlich auch die Stoffbildung: man glaubte, dass nur dem Organismus die Fähigkeit zukomme, organische Substanz zu erzeugen. Schon die erste Synthese einer organischen Substanz (die des Harnstoffes durch Wöhler im Jahre 1828) musste das Unhaltbare der älteren Auffassung blosslegen; heute, nachdem so viele Synthesen organischer Substanzen geglückt sind, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben chemischen Kräfte, welche in der anorganischen Welt walten, auch in den lebenden Wesen thätig sind. Die heutige Physiologie lehrt, wie viel Terrain die Lebenskraft verloren hat; denn eine Unzahl von Processen, die man früher auf die Lebenskraft und ihren nicht minder geheimnissvollen Helfer, den Bildungstrieb (*nisus formativus*), zurückführte, wurden

als chemisch-physikalische Vorgänge erkannt. Alle Resultate der Physiologie beweisen, dass die Organismen gleich den Anorganismen dem Gesetz der Erhaltung der Materie und dem Gesetz der Erhaltung der Kraft unterworfen sind, dass alle bis jetzt erklärten sogenannten Lebensprocesse auf Umsatz von Spannkraft in lebendige Kraft und umgekehrt und auf einer chemisch durchaus begreiflichen Umformung des Stoffes, also auf Kraft- und Stoffwechsel beruhen.

Alles in Allem genommen hat die Annahme einer besonderen Lebenskraft nur insoferne eine Berechtigung, als es bisher noch nicht gelungen ist, alle Lebensäusserungen auf die Wirksamkeit mechanischer Kräfte zurückzuführen. Da aber die Annahme einer specifischen Lebenskraft desto mehr an Berechtigung verliert, je weiter die exacte Naturforschung vorwärtsschreitet, und da diese Annahme sich durchaus als unfruchtbar herausgestellt hat, ihr also keineswegs die Bedeutung einer wissenschaftlichen Hypothese, etwa wie der Undulationshypothese, zukommt, so wird man den im Eingange dieses Paragraphen markirten Standpunkt, von welchem aus eine besondere Lebenskraft nicht zugestanden werden kann, nur billigen müssen.

Das Eigenartige der Lebensprocesse ist also nicht in einem von der Materie unabhängigen Principe oder in einer specifischen Lebenskraft, sondern in der Combination mechanischer Kräfte zu suchen.

Instinct. Man hat die Vorstellung von den „unbewusst zweckmässigen Handlungen“ der Thiere, vom Instinct, auch auf gewisse Thätigkeiten der Pflanze übertragen. Die Einführung dieser Vorstellung in die botanische Biologie kann aber durchaus nicht den erstrebten Zweck, gewisse Functionen der Pflanze unserem Verständnisse näherzubringen, erfüllen, da das zur Erklärung Herangezogene selbst durchaus räthselhaft ist.

Was man als Instinct der Pflanze bezeichnet, sind Erscheinungen, welche, weil offenbar einfacher, einer naturwissenschaftlichen Erklärung eher zugänglich sind, als die „unbewusst zweckmässigen Handlungen“ der Thiere. Es wäre deshalb eigentlich logischer, die uns zweckmässig erscheinenden Handlungen der Pflanzen, soweit sie erklärt sind, heranzuziehen, um den sogenannten Instinct der Thiere begreiflich zu machen. Es lässt sich eben häufig das Complicirte durch Vergleich mit dem Einfachen dem Verständniss näherbringen; niemals kann der umgekehrte

Weg zum Ziele führen. Aus den Wellenbewegungen des Wassers liessen sich die Schallphänomene erklären; den umgekehrten Weg wird Jedermann für sinnlos halten.

Es sollen hier zwei eclatante Beispiele vom sogenannten Instinct der Pflanzen angeführt und an der Hand derselben gezeigt werden, dass das, was man hier als instinctive Handlung der Pflanzen bezeichnet hat, eine ausreichende Erklärung im naturwissenschaftlichen Sinne zulässt.

Wenn die Spitze einer Wurzel einseitig beschädigt wird, so weicht dieselbe dem störenden Einflusse aus; sie krümmt sich von jener Seite weg, von welcher die Schädigung kommt. Die auf diese Weise entstehende Krümmung hat man nach ihrem Entdecker Darwin'sche Krümmung genannt. Die Wurzelspitze fungirt hier, sagte man, wie das Gehirn eines niederen Thieres, welches alle Bewegungen lenkt [10]). Instinctiv wendet sich, so sagte man, die Wurzel von jener Seite ab, von welcher die Gefahr kommt. Es lässt sich aber zeigen, dass die Darwin'sche Krümmung dadurch zustande kömmt, dass die über der verletzten Stelle der Wurzelspitze gelegenen Zellwände ductiler werden, als die gegenüberliegenden. Durch den das Wachsthum begünstigenden Turgor der Zellen müssen mithin die Gewebe, welche aus Zellen mit ductileren Wänden bestehen, stärker gedehnt werden als die gegenüberliegenden. Diese stärkere Dehnung hat die Darwin'sche Krümmung zur Folge [11]).

Wenn ein wachsender Stengel aus seiner natürlichen aufrechten in die ungewohnte umgekehrte oder eine wachsende Wurzel aus der natürlichen in die ungewohnte aufrechte Lage gebracht wird, so kehren diese Organe rasch in die natürliche Lage zurück. Man sagt gewöhnlich, dass diese Organe instinctiv in die natürliche, ihnen am meisten zusagende Lage zurückkehren.

Auch in diesem Falle lässt sich die Zurückbewegung aus der „unnatürlichen“ in die „natürliche“ Lage vollständig erklären.

Die Stengel sind negativ geotropisch und positiv heliotropisch. Sie müssen deshalb mit einer gewissen Beharrlichkeit in der aufrechten Lage bleiben; denn wenn sie, dem Lichte folgend, aus der verticalen Stellung in eine geneigte Lage übergehen, so werden sie durch negativen Geotropismus wieder in die ursprüngliche Lage zurückstreben; bei aufrechter Stellung wirken Heliotropismus und Geotropismus einander entgegen, und durch diese Gegenwirkungen werden die Stengel in ihrer aufrechten

Stellung erhalten. Anders ist es, wenn der Stengel aus der aufrechten Stellung in die umgekehrte gebracht wird: dann wird stets ein *Zusammenwirken* von Heliotropismus und Geotropismus und infolge dessen eine rasche Umkehrung des Organs stattfinden, wie man nach kurzer Ueberlegung finden wird. Ob die Wurzel positiv oder negativ heliotropisch ist, stets wird sie durch die *Gegenwirkung* von Heliotropismus und positivem Geotropismus in ihrer natürlichen Lage erhalten und durch das *Zusammenwirken* beider wieder *relativ rasch* in die natürliche, abwärts gekehrte Lage zurückgeleitet, wenn sie auf irgend eine Weise aus derselben herausgebracht worden ist. Auch dies leuchtet sofort ein, wenn man sich die Richtung der angreifenden Kräfte klargemacht hat [12]). Auch in diesem Falle geht aus den Eigenschaften der Stengel und Wurzeln ihre Fähigkeit, eine aufgezwungene Lage rasch mit der „natürlichen“ zu vertauschen, hervor, und es hat hier ebensowenig Sinn, von einem Instinct zu sprechen, als es zur Erklärung des Falles beitragen könnte, wenn man annehmen würde, dass der sinkende Körper instinctiv zur Erde falle.

Es ist bereits vielfach gelungen, Fälle von sogenanntem Instinct der Pflanzen zu analysiren und naturwissenschaftlich zu erklären; aber auch in jenen Fällen, welche bisher einer exacten Prüfung sich entzogen, kann die Annahme eines Instinctes nichts zur Erklärung solcher Phänomene beitragen; gleich der Annahme einer specifischen Lebenskraft ist auch die eines Instinctes gänzlich nutzlos und deshalb zurückzuweisen.

Erster Abschnitt.

Das Leben des Individuums.

I. Capitel.

Das Individuum.

Was als Individuum des Pflanzenreiches zu gelten habe, ist nicht immer leicht zu sagen. Eine einzellige Pflanze, z. B. die Hefe, eine unverzweigte thallöse, eine einaxige Stammpflanze wird gewiss dafür zu gelten haben.

Hingegen ist eine verzweigte Pflanze, deren einzelne Sprosse Blüthen- oder Fortpflanzungsorgane hervorbringen, und deren einzelne Sprossungen die Fähigkeit besitzen, zu selbständigen Gewächsen sich weiterzuentwickeln, in gewissem Sinne als ein Individuencomplex zu betrachten. Jeder Spross einer solchen zusammengesetzten Pflanze (Stock, Pflanzenstock), der die Fähigkeit besitzt, sich zur selbständigen Pflanze zu entwickeln, wird hier als Individuum aufgefasst (Alex. Braun, 1852).

Immerhin repräsentirt ein Baum, überhaupt ein Pflanzenstock, den man als einen Complex von Individuen (Sprossen) nicht ohne Berechtigung mit einem Polypenstock verglichen hat, nach aussen hin einen selbständigen Organismus, der als solcher seine Forderungen an die Aussenwelt stellt und ihr sich adaptirt, ein biologisches Individuum.

Nach der Zahl der organisch vereinigten Individuen wird ein so gebildeter Stock einen verschiedenen Grad von Mächtigkeit erlangen. Es gibt Bäume, welche, mechanisch proportionirt gebaut, in ihrer Höhe mit den höchsten Bauwerken der Erde wetteifern, wie die californischen Mammuthbäume (*Wellingtonia* [*Sequoia*] *gigantea*), oder dieselben sogar noch übertreffen, wie einige der australischen *Eucalyptus*-Arten.

Dort, wo baumartige Pflanzenstöcke von der Krone aus Luftwurzeln als Stützen in den Boden senden, kann die räumliche Ausdehnung solcher Individuencomplexe noch gewaltiger werden. Dies ist beispielsweise bei den waldartig entwickelten Bäumen von *Ficus indica* und *F. benjamina* der Fall. Am Nerbuddah steht ein Stock von *Ficus indica,* welcher einen Raum von 600 *m* Umfang einnimmt und durch mehr als 3000 säulenförmige Wurzeln gestützt ist. Solche Riesencolonien zerfallen gewöhnlich später in kleinere [13]).

Fig. 1.

Ein Riesenexemplar von *Ficus indica Roxb.* mit zahlreichen Luftwurzeln, welche grösstentheils zu Stützwurzeln geworden sind. Aus Asa Gray's „Structural Botany".

Der Begriff eines pflanzlichen Individuums im biologischen Sinne muss aber noch mehr erweitert werden, seitdem man weiss, dass gewisse Pflanzen aus systematisch heterogenen Componenten bestehen*), z. B. die aus Pilzen und Algen sich zusammensetzenden Flechten. Eine solche nach aussen hin scharf individualisirte Genossenschaft repräsentirt gleichfalls eine biologische Einheit und muss gleich einem Pflanzenstocke als biologisches Individuum angesehen werden [14]).

II. Capitel.

Uebersicht über die Pflanzenformen nach ihrer Lebensweise.

(Biologische Typen.)

Während die Systematik das Gewächsreich nach der natürlichen Verwandtschaft classificirt und ihr Endziel in der Auffindung der Abstammung der Pflanzenformen erblickt, erhebt die Biologie die Lebensweise zum Eintheilungsprincip der Organismen.

---

*) S. unter „Symbiose".

Die ausserordentliche Verschiedenheit der Lebensweise bedingt einen fast bis in's Unendliche variirenden Formenreichthum der Pflanzen. Es kann natürlich die in dieser Richtung zu lösende Aufgabe dieses Buches nur in der Hervorhebung der ausgesprochenen biologischen Typen und deren wichtigsten Uebergangsformen bestehen.

In diesem Capitel wird das Ziel noch näher gesteckt: es soll hier nur eine vorläufige, orientirende Uebersicht der biologischen Typen gegeben werden zum Zwecke einer vereinfachten Darstellung der folgenden Abschnitte. Nähere Ausführungen werden erst später eine passende Stelle finden.

Nach der Ernährung zerfällt das Gewächsreich: 1. in grüne, selbständig assimilirende, blos von unorganischen Substanzen lebende Pflanzen, 2. in Saprophyten, 3. in Parasiten und 4. in insectenfressende Gewächse. Die Ernährungsweise dieser durch Uebergänge verbundenen Typen ist schon in der Physiologie (Bd. 1, 2. Aufl., p. 189 ffd.) erörtert worden. Die Lebensweise dieser Kategorien bleibt späteren Darstellungen vorbehalten.

Hier ist auch jener Typen Erwähnung zu thun, welche durch ihre Ansprüche an die chemische Beschaffenheit des Bodens ausgezeichnet sind: die Kalk-, Kali-, Natron-, Kiesel-, Schuttpflanzen etc. (Bd. I, 2. Aufl., l. c.).

In Bezug auf das von den Pflanzen bewohnte Medium ist zunächst hervorzuheben, dass nur relativ wenige Gewächse existiren, die während ihrer ganzen Entwicklung nur mit einem Medium vorliebnehmen. In der Atmosphäre sind reichlich kleine, einzellige Organismen suspendirt: Hefezellen, Bacterien, Sporen von Schimmelpilzen und zahlreichen anderen Kryptogamen. Soviel bisher bekannt, entwickelt sich keiner dieser Organismen in dem genannten Medium weiter; vielmehr befinden sich dieselben in der Atmosphäre in Ruhezuständen, und erst wenn sie auf feuchte Substrate oder in Flüssigkeiten gelangen, kommen sie zur Entwicklung. Indess existiren doch Organismen, welche bezüglich ihrer Ernährung, überhaupt ihres Lebens blos auf die Atmosphäre angewiesen sind: die Luftpflanzen oder Aërophyten, welche namentlich in der feuchten Luft der tropischen Wälder auf Bäumen leben, auf deren Rinden wohl befestigt sind, aber aus ihnen keine oder nur wenig Nahrung nehmen. Hieher gehören vornehmlich Orchideen und Aroideen. Aehnlich so verhalten sich bei uns zahlreiche Flechten, die an der Rinde der Bäume fest-

sitzen, aber aus dem Substrate nur minimale Mengen von Nahrung aufsaugen. Zahlreiche saprophytische Pilze leben in flüssigen Medien, häufig in denselben suspendirt, wie die Hefe und andere Fermentorganismen. Auch unter den Algen kommen Formen vor, welche uneingewurzelt und selbst frei suspendirt im Wasser auftreten: Diatomaceen, Desmidiaceen u. v. a. Ganz unterirdisch, also blos im Boden leben die Trüffelarten (*Tuber*), die Hirschtrüffel (*Elaphomyces*), einige Bacteriaceen und noch einige andere Pilze.

Die Mehrzahl der Gewächse besteht aus Landpflanzen, welche im Boden wurzeln und — abgesehen von etwa vorhandenen Rhizomen — ihre übrigen Organe in der Luft ausbreiten. Nur selten kommt es vor, dass derartige Pflanzen nach dem Abblühen ihre Fruchtknoten in den Boden einbohren und daselbst fruchten (*Arachis hypogaea*, s. Bd. II, p. 288; *Cyclamen europaeum* etc.). Hier ist auch der amphicarpen Gewächse Erwähnung zu thun, bei welchen ein Theil der Blüthen sich oberirdisch, der andere unterirdisch entwickelt und im Boden Früchte bildet (*Lathyrus amphycarpus* etc.)

Unter den Wasserpflanzen sind, wie schon erwähnt, nur verhältnissmässig wenige submers schwimmende, aber auch nur wenige an der Oberfläche schwimmende (*Lemna*, *Pistia* etc.). Die meisten wurzeln im Grunde der Gewässer und erheben sich entweder blos im Wasser (viele Algen) oder über dasselbe, so dass die Pflanze in drei verschiedenen Medien auftritt, wie *Alisma*, *Nymphaea* etc. Nur relativ wenige Wasserpflanzen schwimmen und erheben die Blüthen mehr oder minder hoch in die Luft. Die verschiedenen hier berührten Typen der Wasserpflanzen gehen ineinander und auch in Landpflanzen (amphibische Gewächse) über, wie in einem späteren Capitel näher auseinandergesetzt werden soll.

Nach dem Feuchtigkeitsbedürfniss der Landpflanzen lassen sich zwei Haupttypen unterscheiden: die Xerophyten, welche auf trockenem Boden ihr Fortkommen finden, und Hygrophyten, welche zu gedeihlicher Entwicklung grosser Luft- und Bodenfeuchtigkeit bedürfen. Als Prototyp der Xerophyten seien die Wüsten- und Steppenpflanzen, als Beispiele von Hygrophyten die aërophytischen Orchideen und Aroideen und die Schattenpflanzen der Niederungswälder angeführt.

Nach dem Wärmebedürfniss kann man unterscheiden Pflanzen der heissesten Erdgebiete oder Megathermen (Palmen, Pandaneen), Mesothermen, welche etwa eine Jahreswärme

von 15 bis 20° benöthigen (Oelbaum, Citrone, Orange), Mikrothermen, die zum Gedeihen eine Jahreswärme von 0 bis 15° benöthigen, und Hekistothermen, welche bei einer unter 0° gelegenen Jahrestemperatur und kurzem Sommer noch ihr Fortkommen finden [15]).

Jede dieser Kategorien hat ihren Xerophyten- und Hygrophytentypus, so dass man Hygromegathermen (Aërophyten der tropischen Gebiete), Xeromegathermen (Dattelpalmen) etc. unterscheiden kann.

Da auf grossen Erdgebieten die Bedingungen zum Gedeihen der Pflanzen dieser Kategorien realisirt sind, so gewinnt die eben gegebene Eintheilung der Pflanzen in pflanzengeographischer Beziehung eine besondere Bedeutung.

Sehr gross ist die Verschiedenheit der Gewächse nach dem Standorte (Wald-, Feldpflanzen etc.; Sand-, Felspflanzen etc.; Licht- und Schattenpflanzen etc. etc.). Es sei bezüglich dieser noch oft zu erwähnenden Typen hier nur bemerkt, dass die durch den Standort bedingte grosse Mannigfaltigkeit ihren Grund in dem Umstande hat, dass im Standort sich die Einflüsse des Lichtes, der Wärme, der Bodennahrung, der Wasserzufuhr etc. in der verschiedensten Weise combiniren. Diesen durch den Standort repräsentirten specifischen Combinationen der wichtigsten Lebensbedingungen haben sich die Pflanzen angepasst.

Nach der Richtung der oberirdischen Vegetationsorgane sind die Pflanzen in aufrechte, niederliegende, kriechende und kletternde (windend, rankend, mit sogenannten Haken kletternd) zu unterscheiden.

Die ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit, welche sich in den Befruchtungsverhältnissen der Pflanzen zu erkennen gibt, begründet eine beträchtliche Zahl von biologischen Typen. Das Charakteristische derselben beruht der Hauptsache nach entweder auf der Vertheilung der Geschlechtsorgane (Hermaphroditen, monöcische, diöcische, polygamische Gewächse etc.), oder auf dem Vorgang der Befruchtung (windblüthige, insectenblüthige Pflanzen etc.). Diese Typen werden in jenem Theile dieses Buches, welcher den biologischen Verhältnissen der Fortpflanzung gewidmet ist, ausführlich abzuhandeln sein.

Nach der blos einmaligen oder mehrmaligen Fruchtbildung und der damit im Zusammenhange stehenden

Hinfälligkeit oder Ausdauer der Vegetationsorgane, besonders der Stammorgane, lassen sich zunächst monokarpe und polykarpe Gewächse unterscheiden. Zu den ersteren gehören die nach der ersten Frucht-, beziehungsweise Sporenbildung absterbenden, zu den letzteren diejenigen, welche mehr- oder vielmals Früchte, beziehungsweise Samen oder Sporen hervorbringen können.

Die monokarpen Pflanzen fruchten entweder unabhängig von der Vegetationsperiode und können mehrmals im Jahre Früchte oder Sporen hervorbringen (ephemere Pflanzen), oder sie fruchten blos einmal im Jahre und sterben dann ab (einjährige oder annuelle Pflanzen), oder ihr Leben fällt in zwei aufeinanderfolgende Vegetationsperioden (zweijährige oder bienne Pflanzen), oder endlich ihr Leben schliesst erst nach mehreren Jahren mit der Fruchtbildung ab (perennirende Monokarpen).

Zu den ephemeren Pflanzen gehören zumeist Kryptogamen, besonders viele Pilze, indess selbst Phanerogamen wie *Stellaria media*, *Cardamine hirsuta* und *Veronica hederaefolia*, die sich alljährlich mehrmals aussäen. Annuelle Pflanzen sind sehr gemein. Zu den Zweijährigen gehören viele Cruciferen, Umbelliferen, Gramineen. Sie säen sich im Herbste oder noch früher aus, bilden aber in der ersten Vegetationsepoche blos bewurzelte Sprosse, und Früchte erst in der nächsten Vegetationsperiode. Viele Gräser bestocken sich in der ersten Periode, Cruciferen bilden im ersten Jahre gewöhnlich blos die Wurzel und die grundständigen Blattrosetten aus. Aehnlich so verhalten sich auch viele Umbelliferen. *Melilotus albus* erzeugt in der ersten Vegetationsperiode Wurzel und einen etwa fusshohen beblätterten Stamm, der aber alsbald bis auf den Grund abstirbt. Erst im zweiten Jahre gehen aus grundständigen Axillarknospen die blüthentragenden Sprosse hervor [16]). Viele Annuelle werden durch Aussaat im Herbste bienn, so manche Getreidevarietäten, die dann sowohl als Sommer-, wie als Wintergetreide cultivirt werden können. Andere Getreidearten haben sich aber zu specifischen annuellen oder biennen Varietäten ausgebildet. Zu den perennirenden Monokarpen zählt die *Agave americane*, welche erst nach mehreren oder vielen Jahren blüht, fruchtet und dann abstirbt, von bei uns vorkommenden Gewächsen *Botrychium Lunaria*, welches erst im vierten Jahre die Sporen ausreift.

Die polykarpen Gewächse bilden stets einen ausdauernden Vegetationskörper aus, welcher entweder unterirdisch

bleibt und dann jährlich blüthen-, beziehungsweise sporentragende Sprosse über dem Boden hervorbringt (Stauden, wenn ein Rhizom vorhanden ist, ferner Zwiebel- und Knollengewächse), oder sowohl ausdauernde Wurzeln, als oberirdische ausdauernde Stämme bildet (Bäume, Sträucher).

Die oberirdischen Sprosse der Stauden, Zwiebel- und Knollengewächse schliessen mit Blüthen ab und sind dann gewöhnlich einjährig. Doch können die oberirdischen Sprosse auch mehrjährig werden, so z. B. bei *Pteris aquilina*, deren Wedel erst im dritten Jahre Sporen erzeugen und dann absterben.

Die Bäume unterscheiden sich von den Sträuchern dadurch, dass erstere einen Hauptstamm entwickeln, während die Sträucher vom Grunde aus mehrere gleichwerthige Stämme zur Entwicklung bringen. Manche Pflanzenarten bilden blos Bäume (Tanne), andere blos Sträucher (*Berberis*), andere kommen in Strauch- und Baumform vor (*Cornus mas*). Durch Cultur lässt sich jedes Holzgewächs sowohl als Strauch, wie als Baum ziehen.

Das Laub der Holzgewächse ist stets vergänglicher als der Stamm und wird das ganze Jahr successive (Palmen) oder periodisch abgeworfen. Die Blätter lösen sich entweder jährlich ab (unsere Laubbäume, *Larix europaea*) oder nach längeren Zeiträumen (die meisten Nadelbäume, *Buxus sempervirens*, *Mahonia aquifolium*). Die Holzgewäche mit periodischem Laubfall werden, wenn sie sich alljährlich vollständig entlauben, als sommergrün bezeichnet. Verlieren dieselben hingegen ihre Blätter in längeren Perioden, so dass sie auch im Winter belaubt erscheinen, so nennt man sie immergrün (oder wintergrün). Zwischen den sommergrünen und immergrünen Gewächsen existiren mehrfache Uebergänge, welche sich entweder darin äussern, dass ein sonst sommergrünes Gewächs an geschützten Standorten vor Eintritt des Winters nur einen Theil seines Laubes verliert oder unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen sommergrün oder wintergrün wird. Für beide Fälle bietet der Liguster ein Beispiel, indem derselbe bei uns in gut geschützten Lagen (z. B. im Wiener Walde) immergrün[17]), in der Regel diesseits der Alpen sommergrün, jenseits der Alpen aber immergrün ist.

Zwischen den hier aufgeführten Formen der Monokarpen und Polykarpen wurden zahlreiche Uebergänge constatirt. *Calendula officinalis* säet sich nach trockener Sommerhitze und darauffolgender lange andauernder Regenzeit ein zweites Mal aus[18]);

Senecio vulgaris liefert bei abnorm langem Herbste eine aus pygmäischen Individuen bestehende zweite Generation [19]. Beide Fälle repräsentiren Uebergänge zwischen ephemeren und annuellen Gewächsen. Als Zwischenform zwischen typisch annuellen und biennen Pflanzen sei unter Hinweis auf die schon oben genannten Fälle noch *Centaurea Cyanus* genannt, welche gewöhnlich annuell ist, aber im Wintersaatfeld zweijährig wird, während beispielsweise *Chenopodium album* auch im Wintersaatfeld einjährig bleibt[20]. Als Uebergang der zwei- zu den vieljährigen Monokarpen sei *Angelica* erwähnt, die ihre Vegetationsperiode häufig über zwei Jahre ausdehnt, dann erst blüht, fruchtet und abstirbt. *Viola odorata* und *Oxalis Acetosella* erzeugen zur Zeit, wenn aus den ersten (offenen) Blüthen Früchte entstanden sind, zweite (geschlossene) Blüthen. Die plastischen Stoffe werden bei diesen Pflanzen also zur Samenreife nicht aufgebraucht, sondern zum Theile zu neuer Blüthenbildung verwendet, so dass sie wohl als Uebergänge von Monokarpen zu Polykarpen angesehen werden dürfen. Als Beispiel einer Zwischenstufe zwischen einjährigen und perennirenden Pflanzen ist *Pedicularis palustris* zu erwähnen, welche im Herbste nach dem Abwurf der Blätter durch Niederblätter die jugendlichen Laub- und Blüthensprosse derartig schützt, dass sie überwintern und in der nächsten Vegetationsepoche zu normaler Weiterentwicklung geeignet sind[21]. Auch sei noch angeführt, dass *Ricinus communis* bei uns in der Cultur einjährig ist, in seiner Heimat, überhaupt in den tropischen Gebieten, als Baum auftritt.

Ueber den Zusammenhang zwischen den systematischen Einheiten und der Ausbildung der betreffenden Pflanzen als Kräuter, Stauden, Sträucher, Bäume etc., als annuelle, bienne oder perennirende Gewächse sei nach Hildebrand Folgendes angeführt:

Die Individuen einer Art sind in der Regel gleichartig, also entweder annuell oder bienn, oder perennirend; entweder Kraut oder Staude etc. Ausnahmen kommen nur selten vor. *Bellis perennis* ist an gewissen Standorten (z. B. bei Petersburg) einjährig, sonst ausdauernd. Gattungen sind in dieser Hinsicht schon variabler; z. B. *Delphinium* und *Geranium*, welche sowohl annuelle, als perennirende Species aufweisen. Doch gibt es auch Gattungen mit durchaus annuellen (*Blitum*, *Fumaria*, *Rhinanthus*) oder durchaus perennirenden Arten (*Anemone*, *Luzula*, *Primula*), ferner solche, die nur als Sträucher (*Berberis*) oder nur als Bäume (*Tilia*) auftreten. *Chenopodium* und *Salsola* umschliessen kraut-

und strauchartige, *Salix* strauch- und baumartige Species, *Sambucus* bildet Stauden und Holzgewächse. Noch vielgestaltiger zeigen sich in dieser Hinsicht die Familien. Doch gibt es bekanntlich zahlreiche Familien, deren Gattungen und Species blos als Holzgewächse auftreten (Pruneen, Pomaceen, Abietineen etc.). Nur eine einzige Familie ist bekannt geworden, welche blos annuelle Formen umschliesst; es sind dies die Burmanniaceen (Tropische Pflanzenfamilie, s. Bd. II, p. 254) [22]).

III. Capitel.

Anlage und Ausbildung der Organe.

In morphologischer Hinsicht wurde dieser Gegenstand sehr eingehend studirt; der organographische Theil dieses Werkes (Bd. II) macht mit den einschlägigen fundamentalen Thatsachen bekannt. Auch die Abhängigkeit der Anlage und Entwicklung der Organe von den äusseren Vegetationsbedingungen fand in der Physiologie eine erfolgreiche Bearbeitung. Hingegen konnte sich die Biologie dieses wichtigen Gegenstandes bisher nur sehr wenig bemächtigen. Wir finden in der Literatur stets nur wieder die Angabe, dass der Gestaltungsprocess der Pflanzen unter der Herrschaft des Erblichkeitsgesetzes stehe, und dass die äusseren Einflüsse im Laufe der Entwicklung des Individuums (Ontogenese) nur modificirend, also im Ganzen nur sehr unwesentlich auf die äussere und innere Gestaltung der Pflanzenorgane einzuwirken vermögen.

Was zunächst die Anlage der Pflanzenorgane anbetrifft, so sind die Fälle, in welchen ein sichtlicher Anstoss von aussen zur Entstehung eines Organes nachgewiesen wurde, bald aufgezählt. Durch Verletzung von Stengeln, Wurzeln, selten von Blättern, entstehen Adventivsprosse oder Adventivwurzeln (vergl. Bd. II, p. 27 ffd.). In welchem Zusammenhang aber diese Verletzungen mit der Anlage von Sprossen oder Wurzeln stehen, ist völlig räthselhaft; wir sehen nur unterhalb der verletzten Zellen oder Gewebe ein Folgemeristem entstehen; was aber in diesem Gewebe jene Aenderung der Zelltheilungsfolge hervorruft, welche zur Entstehung von beblätterten Sprossen oder mit Haube versehenen Wurzeln, überhaupt von Organen führt, blieb bisher völlig unbekannt. Nicht minder räthselhaft ist die Entstehung von Blüthenknospen an Laubtrieben

unter dem Einflusse stärkerer Insolation und vermehrter Transspiration. Von Wichtigkeit erscheint die von Hildebrand[23]) aufgefundene Thatsache, dass bei Orchideen die Weiterentwicklung, ja in einzelnen Fällen die Anlage der Samenknospen erst erfolgt, wenn die Pollen auf die Narbe kommen und Schläuche treiben. Es könnten noch einige andere derartige Fälle aufgezählt werden, allein sie würden nicht mehr als die schon mitgetheilten lehren, dass ein äusserer Anstoss zur Anlage von Organen führen kann. Es ist aber wohl zweifellos, dass bei der Anlage jedes Organes eine bestimmte mechanische Ursache wirksam ist; allein die Qualität dieser Ursachen ist in den meisten Fällen unbekannt, und in welcher Weise selbst ein sichtlicher Anstoss von aussen zur Anlage der Pflanzenorgane führt, konnte bisher in keinem einzigen Falle nachgewiesen werden.

Die Ausbildung der Organe steht, wie schon bemerkt, in erster Linie unter Herrschaft des Erblichkeitsgesetzes. Dass das Blatt der Eiche oder eines anderen Gewächses eine ganz specifische Gestalt gewinnt, verstehen wir nur unter diesem Gesichtspunkte. Da wir aber zugeben, dass ein Organ im Laufe vieler Generationen durch Anpassung an äussere Verhältnisse mehr oder minder stark abändern kann — worüber in einem späteren Capitel ausführlich abgehandelt werden soll —, so ist damit wohl schon gesagt, dass hinter den Organgestalten als Ursache noch etwas Anderes stecken muss als die Erblichkeit, dass nämlich zweifellos ausser den uns unauffindbar erscheinenden inneren auch äussere Einflüsse auf den Gestaltungsprocess einwirken müssen. In dem später folgenden Abschnitte: „Entstehung der Arten“ wird auf die inneren Ursachen, welche bei der Umgestaltung der Pflanzen und Pflanzenorgane als thätig anzunehmen sind, hingewiesen werden. Hier soll nur die Aufmerksamkeit auf die Einflussnahme äusserer Verhältnisse auf die Ausbildung der Organe gelenkt und gezeigt werden, dass Gestalteigenthümlichkeiten existiren, die man häufig einfach als erblich festgehaltene ansieht und derzeit für undiscutirbar hält, die aber doch einer näheren Erklärung fähig sind.

Man kann in dieser Beziehung folgende Arten von Ursachen unterscheiden:

1. klimatische Factoren;
2. die Qualität des Mediums;
3. die Lage des Organs gegen den Horizont;

4. die Beeinflussung eines Organs durch ein anderes;

5. die Gestaltänderung eines Organs als Folge der Form eines früheren Zustandes.

Was zunächst die Einwirkung der klimatischen Factoren (Wärme, Feuchtigkeit etc.) auf die Ausbildungsweise der Pflanzenorgane anbelangt, so liegen in dieser Beziehung bereits zahlreiche Thatsachen vor, welche später unter den Anpassungserscheinungen vielfach werden hervorgehoben werden müssen. Es sei hier zur Charakterisirung dieser Einflussnahme nur auf folgende Thatsachen hingewiesen: Geänderte Feuchtigkeit übt auf die Grösse der Vegetationsorgane einen grossen Einfluss aus. Im feuchten Raume werden die Blätter grösser als in trockener Luft. Im feuchten Raume kann durch Verlängerung der Stengelglieder der Habitus der Pflanze total geändert werden; so löst z. B. *Capsella bursa pastoris* die grundständige Blattrosette im absolut feuchten Raum auf und wird der oberirdische Theil dieser Pflanze noch vor dem Blühen zu einem aus entwickelten Stengelgliedern bestehenden beblätterten Spross [24]). Eine Sprossanlage kann im feuchten Raum einen Spross bilden, während sie in trockener Luft zu einer ausdauernden, erst in einer späteren Vegetationsperiode zu einem Spross sich entwickelnden Knospe wird etc. Also schon in der ontogenetischen Entwicklung zeigt sich hier und in vielen anderen Fällen eine Einflussnahme der klimatischen Factoren auf die Ausbildung der Organe. Diese Art der Einwirkung liegt klar vor Augen und wird wohl auch allseits zugestanden; die einschlägigen thatsächlichen Beobachtungen geben auch die Handhabe, eine Erklärung der Einwirkung der klimatischen Factoren für jene später noch zu erörternden Fälle zu geben, in denen der Erfolg erst in der phylogenetischen Entwicklung, d. i. in der Entwicklung der Art, zum Ausdrucke gelangt.

Sehr augenfällig ist die Beeinflussung der Organgestalt durch das Medium in jenen Fällen, in welchen die Wirkung schon in der Ontogenese hervortritt, z. B. bei den amphibischen Pflanzen. Aber auch bei anderen Gewächsen ist eine solche Wirkung nachweislich, z. B. Reducirung der Bodenwurzeln bei Cultur im Wasser, Reducirung der Blätter, wenn dieselben an unterirdischen Sprossen zur Entwicklung gelangen; Reduction der Blüthen unter denselben Verhältnissen, namentlich bei den amphikarpen Gewächsen etc. Zumeist tritt die Wirkung des Mediums

auf die Ausbildung der Organe erst in der phylogenetischen Entwicklung zu Tage, ist dann ursächlich nicht leicht zu erklären und bleibt in diesem Betrachte oft ganz unverständlich. Es ist der Vorgang der äusseren und inneren (anatomischen) Umgestaltung eines Organs beim Wechsel des Mediums in der Regel ein sehr complicirter. So muss z. B. ein Organ, welches in der Luft sich entwickelte, wenn es submers werden soll, sein Athmungsbedürfniss sehr einschränken, da die im Wasser absorbirte Sauerstoffmenge blos etwa ein Siebentel von jener beträgt, die in der Atmosphäre constant vorkommt; ein solches Organ muss auch, wenn es in fluthendem Wasser existiren will, aus dem biegungsfesten in den zugfesten Zustand übergehen, was nur durch eine weitgehende anatomische Umformung möglich ist (vergl. Bd. I, 2. Aufl., p. 128 ffd.). In solchen Fällen liegt die Beeinflussung der Organgestalt durch das Medium wohl klar vor Augen; in welcher Weise die geänderten Vegetationsbedingungen die innere und äussere Umgestaltung der Organe bewirken, ist aber dann gewöhnlich nicht ersichtlich.

Zahlreiche Gestaltungsprocesse der Pflanzenorgane werden durch die Lage der letzteren gegen den Horizont hervorgebracht. Alle durch die Lage bewirkten, durch die Schwerkraftswirkung allein nicht zu erklärenden Gestaltungserscheinungen sollen unter dem Namen Klinomorphie[25]) zusammengefasst werden.

Klinomorphie tritt ein, wenn ein Organ im Laufe seiner Entwicklung derart gegen den Horizont geneigt ist, dass man an demselben eine obere und eine untere Hälfte unterscheiden kann, und gibt sich darin zu erkennen, dass die obere Hälfte eine andere Form als die untere annimmt.

Regelmässig gestaltete Organe können in jeder von der verticalen Richtung abweichenden Lage klinomorph werden. Bezüglich der symmetrischen Organe ist die Sache nicht so einfach. Ein Blatt kann auch bei geneigter Lage seine symmetrische Gestalt beibehalten. Damit es bei solchen Organen zur Klinomorphie kommen könne, muss eine Hälfte des Organs über, die andere unter der Symmetrieebene liegen. Mit Rücksicht auf das Blatt wird man also sagen können, dass nur dann, wenn eine Hälfte desselben oberhalb, die andere unterhalb des Medianus liegt, Klinomorphie möglich ist. Es ist nunmehr wohl schon verständlich, dass, wenn die Symmetrieebene eines Blattes, überhaupt eines

symmetrischen Organs vertical steht, dieselbe auch bei horizontaler oder geneigter Lage symmetrisch bleiben muss; es sind ja dann auch die Hälften des Organs gegen den Horizont gleich orientirt (rechts — links, nicht oben — unten).

Sowohl Stämme, als Blätter werden klinomorph. Stämme, welche bei verticalem Wuchs eine regelmässige Querschnittsform besitzen, nehmen durch Klinomorphie eine symmetrische Querschnittsform an. Blätter, welche bei gleicher Neigung der Hälften zum Horizonte symmetrisch sind, werden durch Klinomorphie asymmetrisch.

Auch an zusammengesetzten Organen, z. B. Blüthenständen, lässt sich die Erscheinung der Klinomorphie erkennen. Die ausserordentlich häufige Verbreitung der Klinomorphie bei den verschiedensten Organen lässt annehmen, dass die Tendenz zur klinomorphen Ausbildung der Pflanzenorgane das ganze Pflanzenreich beherrscht; der Grad der durch die Lage bewirkten Gestaltänderung ist aber ein sehr verschiedener.

Einfache grundständige Blätter werden selbst in schiefer Lage nicht klinomorph, weil ihre Symmetrieebene vertical ist. Blätter, welche periodische Bewegungen machen, also keine constant schiefe Lage gegen den Horizont einnehmen, werden gleichfalls nicht klinomorph, wenn sie in verticaler Ebene schwingen.

Der einfachste Fall der Klinomorphie ist die bekannte Erscheinung des Symmetrischwerdens regelmässiger Stämme, wenn dieselben aus der verticalen Lage kommen. Das Mark ist dann excentrisch nach oben oder unten verschoben, je nachdem infolge der schiefen Lage die untere oder die obere Hälfte des Stammes zu stärkerer Entwicklung gelangte. Der Stamm wird infolge der Lage im ersten Falle hypotroph, im letzteren epitroph. Hypotrophie ist die häufigere Erscheinung. Hypotrophie und Epitrophie hat man früher als Gravitationsphänomene angesehen; diese Erklärung war aber eine unvollständige; es sind offenbar zahlreiche, durch die Lage bedingte, auf Ober- und Unterseite des Organs in verschiedener Weise wirkende Einflüsse und auch die Lage des betreffenden Organs zu dem Muttersprosse bei dem Zustandekommen der Heterotrophie der Stämme betheiligt [26]).

Die Blätter zahlreicher Pflanzen werden klinomorph. Die Klinomorphie gibt sich durch Asymmetrischwerden dieser Organe zu erkennen. Die Blätter der Umbelliferen bieten sehr schöne

Beispiele für diese Gestaltverhältnisse, besonders lehrreich sind aber in dieser Beziehung die Blätter der Buche. Dort, wo sie an verticalen Sprossen stehen und vom Zenith aus beleuchtet werden, stehen die Hälften selbst bei schiefer Lage gleichsinnig gegen die Lothrechte. Wie sie aber aus dieser Lage herauskommen, werden sie asymmetrisch; je grösser und constanter ihre Neigung gegen die Verticale wird, desto mehr wird die untere Hälfte im Vergleiche zur oberen gefördert. Das Endblatt eines geneigten Sprosses der Rothbuche wird aber wieder mehr oder minder vollkommen symmetrisch, und zwar ist die Annäherung eine desto grössere, je mehr sich die Medianebene der verticalen Richtung nähert. Thatsächlich sind die seitlichen Blätter schief gestellter Rothbuchenzweige asymmetrisch, das Endblatt mehr oder minder vollkommen symmetrisch. Hier sieht man den Einfluss der Lage deutlich: an den seitlichen Blättern der schiefen Sprosse kann man stets obere und untere Hälften unterscheiden, während die Hälften des Endblattes angenähert oder vollständig gleiche Neigung gegen den Horizont annehmen. Das Endblatt der schiefen Sprosse hat aber morphologisch keinen specifischen Charakter, wie etwa das Endblättchen eines Fiederblattes; es ist eben das zuletztgebildete, seine Mittelrippe in die Richtung der Sprossaxe stellende Blatt des Sprosses, und, wie wir weiter unten sehen werden, entscheiden die äusseren Verhältnisse über den Abschluss des Laubsprosses der Holzgewächse.

Die Klinomorphie des Buchenblattes äussert sich nicht blos in der ungleichen Entwicklung der Blatthälften, sondern auch darin, dass die untere Hälfte am Medianus tiefer hinabreicht, als die obere; umgekehrt verhält sich das Blatt von *Carpinus Betulus* und das Blatt der Ulme. An den Endblättern schiefer Weissbuchensprosse ist diese ungleiche Insertion der Hälften gewöhnlich nicht zu bemerken, wohl aber bei der Ulme, welche indess in Bezug auf dieses morphologische Merkmal sehr variirt.

Die Ursache der Klinomorphie der Blätter ist zweifellos eine sehr verwickelte; neben den im Sinne der Verticalen wirkenden Kräften ist es auch die Orientirung des Blattes zum Muttersspross, welche auf dieses Verhältniss einwirkt. Denn auch bei genau horizontaler Lage werden die seitlichen Blätter der Buchenzweige etwas asymmetrisch in dem Sinne, dass die nach aussen gekehrten Hälften etwas grösser sich ausbilden als die gegen die Sprossaxe gewendeten.

Die durch die schiefe Lage des Organs hervorgerufene Asymmetrie hat häufig andere Gestaltänderungen zur Folge. Werden die Hälften eines Blattes ungleich, so kommt es entweder zu einer Krümmung der Mittelrippe, so dass dann die grössere Blatthälfte am freien Rande im Vergleich zur kleineren Hälfte convex erscheint. Es ist dies namentlich an den dreizähligen Blättern von *Phaseolus* schön zu sehen. Das mittlere Theilblättchen ist symmetrisch, hingegen die beiden seitlichen infolge Klinomorphie asymmetrisch. Die Mittelrippe des ersteren ist gerade, die der beiden letzteren hingegen nach oben concav infolge ungleicher Entwicklung der Hälften (Fig. 2).

Fig. 2.

Laubblatt der Bohne (*Phaseolus vulgaris*). Das mittlere Blättchen *a* ist symmetrisch, die beiden seitlichen *b b'* asymmetrisch. Die Ungleichheit der Hälften dieser Blättchen, verbunden mit der begrenzten Ductilität der Gewebe, führt zur Krümmung der Lamina in der Ebene der Blattfläche. Diese Formänderung kommt auch in der nach oben concaven Krümmung des Mittelnerves zum Ausdrucke.

Die Fiederblätter von *Solanum tuberosum* bestehen aus einem symmetrischen End- und asymmetrischen Seitenblättchen. Die — infolge der Klinomorphie eingetretene — Asymmetrie der Seitenblättchen führt nur zu einer schwachen Krümmung der Blatthälften; häufig unterbleibt sie gänzlich. An den dreizähligen Blättern der Erdbeere sind die (klinomorphen) Seitenblättchen

asymmetrisch, die Mittelrippe aber vollständig oder nahezu vollkommen gerade. Offenbar unterbleibt infolge von starker Dehnbarkeit der Gewebe die Krümmung der Hälften (Fig. 3).

Wie die Klinomorphie an den Seitenblättchen der Fiederblätter von *Phaseolus* in erster Linie zur Asymmetrie und in zweiter zur Krümmung des Medianus und der beiden Blatthälften führt, so erzeugt sie bei den Blättern anderer Pflanzen in erster Linie Asymmetrie der Hälften und augenscheinlich infolge dessen Theilung der Lamina. Sehr deutlich ist dies wieder an den Umbelliferenblättern, z. B. an denen von *Aegopodium Podagraria* zu sehen (s. Fig. 4). Der Blattrand ist gegen den Mittelnerv gespannt, und diese Spannungsdifferenz scheint den Anstoss zur Theilung des Blattes zu geben. Die Theilung erfolgt entweder blos an den unteren grösseren Blatthälften, oder an diesen doch deutlicher als an den oberen. Je kräftiger die Blätter entwickelt sind, desto grösser wird bei gleicher Neigung gegen den Horizont die untere Blatthälfte im Vergleiche zur oberen und desto reichlicher geht die Theilung des Blattes vor sich. — Während die Blätter mancher Gewächse, so z. B. die vieler Palmen, schon im Laufe der ontogenetischen Entwicklung infolge von Spannungsunterschieden der Gewebe gespalten werden, geht bei den Umbelliferenblättern dieser Theilungsprocess vorwiegend erst bei der Phylogenese vor sich.

Fig. 3.

Handförmiges Blatt von *Fragaria vesca.* Das mittlere Blättchen *a*, dessen Hälften zum Horizont gleich orientirt sind, ist symmetrisch, die seitlichen Blättchen, an denen man obere Hälften *b b* und untere *b' b'* zu unterscheiden hat, sind infolge von Klinomorphie asymmetrisch geworden. Die Mittelnerven von *b b* blieben gerade.

Die Klinomorphie tritt, wie wir gesehen haben, in zahlreichen Formen auf; den bisher besprochenen mögen noch folgende, gleichfalls sehr augenfällige angefügt werden: Bei Annahme der fixen Lichtlage der Blätter treten die Blätter eines schiefen Sprosses entweder alle in eine Ebene (*Fagus*, *Carpinus*,

Tilia), und dann werden sie in der Regel asymmetrisch, oder es orientiren sich blos die Blattflächen nach dem Lichte, während die Stiele sehr verschiedene Lagen annehmen können. Dieser letztere Fall ist stets mit Anisophyllie der Sprosse verbunden. Die Anisophyllie ist nichts Anderes als eine Ungleichblätterigkeit der Sprosse infolge der Lage und zeigt sich darin,

Fig. 4.

Grundständige Blätter junger (noch nicht blühender) Exemplare von *Aegopodium Podagraria*. Endblättchen symmetrisch, Seitenblättchen asymmetrisch, die unteren Hälften grösser als die oberen. Die Klinomorphie der seitlichen Blättchen spricht sich nicht nur in der Asymmetrie, sondern auch in der Tendenz zur Theilung der grösseren (unteren) Blatthälften aus, welche bei *A* (an der Stelle *xx*) zu einer vollständigen Abgliederung neuer Fiederblättchen, bei *B* und *C* (an der Stelle *x'x'*) blos zu einer partiellen Spaltung der Blattspreiten führte.

dass die unteren Blätter eines Sprosses grösser und schwerer werden als die oberen. Diese Erscheinung gestaltet sich besonders an Holzgewächsen mit gegenständiger Anordnung der Blätter, z. B. an *Aesculus*, *Acer*, sehr anschaulich, weil hier immer je zwei Blätter gleichen Alters miteinander verglichen werden können. An verticalen Sprossen der Rosskastanie oder einer Ahornart sind die Blätter gleichen Alters von gleicher Grösse. An geneigt

zur Entwicklung gekommenen Sprossen dieser Bäume erhält man ein anderes Bild: nur solche einander gegenüberstehende, also gleichalterige Blätter, welche eine gleiche Lage gegen den Horizont haben, z. B. die horizontal stehen, sind gleich gross, während ein Blattpaar, dessen Glieder eine ungleiche Lage gegen den Horizont haben, in dem Sinne ungleich gross sind, dass das untere stets grösser ist als das obere. Man hat diese Erscheinung als ein Schwerkraftsphänomen angesehen. Es ist aber die Anisophyllie zweifellos ein auf dem Zusammenwirken mehrerer Momente beruhendes Phänomen. Ausser einer unmittelbaren Wirkung der Schwerkraft sind auch die Beleuchtungsverhältnisse — unter Anderem durch Hervorrufung schwachen Etiolements der unteren (überverlängerten) Blattstiele — dabei betheiligt, und auch die Lage des anisophyllen Sprosses zum Muttersprosse spielt bei dem Zustandekommen der Erscheinung eine Rolle. Es ist die im Vergleiche zum Muttersprosse äussere (untere) Seite des anisophyllen Sprosses aus anatomischen Gründen reichlicher ernährt. Wahrscheinlich wirken noch andere unbekannte Ursachen bei diesem häufig verbreiteten Phänomen mit[27]).

Auch die Assymmetrie der an schiefen Sprossen stehenden Dolden ist als ein specieller Fall der Klinomorphie anzusehen. Wenn mehrere Doldenblüthen an einer Pflanze vorkommen, deren die Inflorescenz tragenden Seitenäste nicht geotropisch sind (z. B. *Heracleum sphondylium*), so findet man, dass die Dolden wohl alle die Tendenz haben, ihre Blüthen in eine Ebene zu stellen; allein nur die am vertical stehenden Hauptspross befindliche Dolde ist regelmässig gebaut, die an den Seitensprossen befindlichen Dolden haben hingegen eine symmetrische Gestalt. Die Symmetrieebene liegt vertical und radial, die Doldenstrahlen nehmen gegen die Hauptaxe zu an Länge ab, in entgegengesetzter Richtung, d. i. nach aussen zu, an Grösse zu, und dadurch kommen die äusseren Doldenblüthen in die Horizontalebene. Die Länge der Doldenstrahlen ist hier wie bei der Anisophyllie nicht nur durch ihre Lage gegen den Horizont, sondern auch durch die Lage gegen den Muttersspross bedingt; auch hier befinden sich die äusseren Strahlen unter günstigeren Ernährungsverhältnissen als die inneren. Dass durch die klinomorphe Ausbildung die Augenfälligkeit schiefgestellter Dolden für fliegende Insecten gehoben wird, leuchtet wohl ein. —

Die Beeinflussung der Gestalt eines Organes durch ein anderes, während sich beide im Wachsthum befinden, oder eines

wächst, während das andere bereits ausgewachsene assimilirt (Wachsthumscorrelation), spielt in der Organentwicklung gewiss eine grosse Rolle; es liegen aber in dieser Richtung nur vereinzelte Beobachtungen vor, welche bis jetzt eine ausreichende causale Erklärung noch nicht gefunden haben. So wurde constatirt, dass nach Beseitigung der Terminalknospen die zunächstliegenden Axillarknospen treiben, dass die Fruchttheile sich häufig nur unter dem Einflusse des sich ausbildenden Embryo ausbilden, dass Nebenblätter relativ stark heranwachsen, wenn das Hauptblatt entfernt wird, dass nichtblühende Kartoffelvarietäten in's Blühen kommen, wenn man die Ausbildung der Knollen unterdrückt[28]), ferner dass bei manchen Pflanzen die Niederblätter zu Laubblättern werden, wenn man die Rhizome durch oberirdische Entwicklung zur Laubbildung zwingt u. A. m. —

Was endlich die Beeinflussung der Organgestalt durch die Form der Anlage betrifft, so ist hier vorerst an die schon oben hervorgehobene Asymmetrie zu erinnern, bei welcher die ungleiche Ausbildung der Hälften häufig zu einer Krümmung des Organes (Seitenblätter von *Phaseolus*) oder zu einer Theilung des Organes (Blätter von *Aegopodium Podagraria*) führt. Es gehören hieher auch jene Formen der spotanen Nutation, welche als einfache Nutation (inclusive Hyponastie und Epinastie) und als undulirende Nutation bekannt sind[29]) (s. auch Bd. I, 2. Aufl., p. 249). Man hat all' dies früher als erblich festgehaltene, nicht weiter erklärbare Erscheinungen angesehen. Es ist aber später gelungen zu zeigen, dass die einfache Nutation (von Stengelgliedern, Blättern, Wurzeln) auf ungleichseitiger Anlage der betreffenden Organe beruht. Mit fortschreitendem Wachsthum verstärkt sich der Unterschied in der Länge von Vorder- und Hinterseite und führt nothwendigerweise zu einer Krümmung, indem die kürzere Seite des Organes zur concaven, die längere Seite zur convexen führt. In undulirender Nutation befindliche Organe (z. B. Keimstengel dicotyler Pflanzen) zeigen anfänglich wegen ungleichseitiger Anlagen einfache Nutation. Dieselbe stellt sich aber zu einer Zeit ein, in welcher ein Theil der Gewebe sich noch in Zellvermehrung befindet. Das gekrümmte Organ ist an der convexen Seite im Zug, an der concaven Seite im Druck gespannt. Die Druckwirkung leitet aber eine vermehrte Zellbildung ein, welche dahinführt, dem jüngeren Theil des gekrümmten Organes die entgegengesetzte Krümmung zu geben. Es erklärt sich mithin die undu-

zur Entwicklung gekommenen Sprossen dieser Bäume erhält man ein anderes Bild: nur solche einander gegenüberstehende, also gleichalterige Blätter, welche eine gleiche Lage gegen den Horizont haben, z. B. die horizontal stehen, sind gleich gross, während ein Blattpaar, dessen Glieder eine ungleiche Lage gegen den Horizont haben, in dem Sinne ungleich gross sind, dass das untere stets grösser ist als das obere. Man hat diese Erscheinung als ein Schwerkraftsphänomen angesehen. Es ist aber die Anisophyllie zweifellos ein auf dem Zusammenwirken mehrerer Momente beruhendes Phänomen. Ausser einer unmittelbaren Wirkung der Schwerkraft sind auch die Beleuchtungsverhältnisse — unter Anderem durch Hervorrufung schwachen Etiolements der unteren (überverlängerten) Blattstiele — dabei betheiligt, und auch die Lage des anisophyllen Sprosses zum Muttersprosse spielt bei dem Zustandekommen der Erscheinung eine Rolle. Es ist die im Vergleiche zum Muttersprosse äussere (untere) Seite des anisophyllen Sprosses aus anatomischen Gründen reichlicher ernährt. Wahrscheinlich wirken noch andere unbekannte Ursachen bei diesem häufig verbreiteten Phänomen mit[27]).

Auch die Assymmetrie der an schiefen Sprossen stehenden Dolden ist als ein specieller Fall der Klinomorphie anzusehen. Wenn mehrere Doldenblüthen an einer Pflanze vorkommen, deren die Inflorescenz tragenden Seitenäste nicht geotropisch sind (z. B. *Heracleum sphondylium*), so findet man, dass die Dolden wohl alle die Tendenz haben, ihre Blüthen in eine Ebene zu stellen; allein nur die am vertical stehenden Hauptspross befindliche Dolde ist regelmässig gebaut, die an den Seitensprossen befindlichen Dolden haben hingegen eine symmetrische Gestalt. Die Symmetrieebene liegt vertical und radial, die Doldenstrahlen nehmen gegen die Hauptaxe zu an Länge ab, in entgegengesetzter Richtung, d. i. nach aussen zu, an Grösse zu, und dadurch kommen die äusseren Doldenblüthen in die Horizontalebene. Die Länge der Doldenstrahlen ist hier wie bei der Anisophyllie nicht nur durch ihre Lage gegen den Horizont, sondern auch durch die Lage gegen den Muttersspross bedingt; auch hier befinden sich die äusseren Strahlen unter günstigeren Ernährungsverhältnissen als die inneren. Dass durch die klinomorphe Ausbildung die Augenfälligkeit schiefgestellter Dolden für fliegende Insecten gehoben wird, leuchtet wohl ein. —

Die Beeinflussung der Gestalt eines Organes durch ein anderes, während sich beide im Wachsthum befinden, oder eines

wächst, während das andere bereits ausgewachsene assimilirt (Wachsthumscorrelation), spielt in der Organentwicklung gewiss eine grosse Rolle; es liegen aber in dieser Richtung nur vereinzelte Beobachtungen vor, welche bis jetzt eine ausreichende causale Erklärung noch nicht gefunden haben. So wurde constatirt, dass nach Beseitigung der Terminalknospen die zunächstliegenden Axillarknospen treiben, dass die Fruchttheile sich häufig nur unter dem Einflusse des sich ausbildenden Embryo ausbilden, dass Nebenblätter relativ stark heranwachsen, wenn das Hauptblatt entfernt wird, dass nichtblühende Kartoffelvarietäten in's Blühen kommen, wenn man die Ausbildung der Knollen unterdrückt [28]), ferner dass bei manchen Pflanzen die Niederblätter zu Laubblättern werden, wenn man die Rhizome durch oberirdische Entwicklung zur Laubbildung zwingt u. A. m. —

Was endlich die Beeinflussung der Organgestalt durch die Form der Anlage betrifft, so ist hier vorerst an die schon oben hervorgehobene Asymmetrie zu erinnern, bei welcher die ungleiche Ausbildung der Hälften häufig zu einer Krümmung des Organes (Seitenblätter von *Phaseolus*) oder zu einer Theilung des Organes (Blätter von *Aegopodium Podagraria*) führt. Es gehören hieher auch jene Formen der spotanen Nutation, welche als einfache Nutation (inclusive Hyponastie und Epinastie) und als undulirende Nutation bekannt sind [29]) (s. auch Bd. I, 2. Aufl., p. 249). Man hat all' dies früher als erblich festgehaltene, nicht weiter erklärbare Erscheinungen angesehen. Es ist aber später gelungen zu zeigen, dass die einfache Nutation (von Stengelgliedern, Blättern, Wurzeln) auf ungleichseitiger Anlage der betreffenden Organe beruht. Mit fortschreitendem Wachsthum verstärkt sich der Unterschied in der Länge von Vorder- und Hinterseite und führt nothwendigerweise zu einer Krümmung, indem die kürzere Seite des Organes zur concaven, die längere Seite zur convexen führt. In undulirender Nutation befindliche Organe (z. B. Keimstengel dicotyler Pflanzen) zeigen anfänglich wegen ungleichseitiger Anlagen einfache Nutation. Dieselbe stellt sich aber zu einer Zeit ein, in welcher ein Theil der Gewebe sich noch in Zellvermehrung befindet. Das gekrümmte Organ ist an der convexen Seite im Zug, an der concaven Seite im Druck gespannt. Die Druckwirkung leitet aber eine vermehrte Zellbildung ein, welche dahinführt, dem jüngeren Theil des gekrümmten Organes die entgegengesetzte Krümmung zu geben. Es erklärt sich mithin die undu-

lirende Nutation durch zwei hintereinanderwirkende Ursachen: erstlich durch die ungleichseitige Anlage des Organes, sodann durch die vermehrte Zellbildung an der Druckseite des einfach gekrümmten Pflanzentheiles. Sehr instructiv zum Studium dieser Verhältnisse ist das epicotyle Stengelglied von *Phaseolus multiflorus* [30]).

IV. Capitel.

Rhythmik der Vegetationsprocesse.

(Uebersicht. Die grosse Periode.)

Die einzelnen Lebensprocesse wickeln sich wohl durchwegs in gesetzmässiger Aufeinanderfolge ab. Die Ursachen hiefür liegen entweder in den wechselnden äusseren Einflüssen, oder im Entwicklungsgesetz der Pflanze und entziehen sich dann zumeist noch der streng wissenschaftlichen Prüfung.

Schon die einzellige Pflanze zeigt uns den Rhythmus der in ihr statthabenden Processe darin, dass sie nach der Anlage wächst und ohne sichtliche Aenderung der Vegetationsverhältnisse sich vermehrt. Dazwischen kann eine Ruheperiode liegen. Dies lehrt z. B. die Hefezelle. Durch Abschnürung entsteht sie an der Mutterzelle als kleines rundes Körperchen, wächst um ein Mehrfaches heran und sprosst wieder, kann aber durch Eintrocknung in einen Ruhestand gelangen; nach Zufuhr von Wasser und bei Gegenwart der anderen Vegetationsbedingungen sprosst sie. Damit ist aber der Rhythmus der die Hefezelle beherrschenden Vegetationsprocesse noch nicht erschöpft. Offenbar unterliegt sie wie jedes organisirte Gebilde der sogenannten grossen Periode des Wachsthums, obwohl dies noch nicht direct constatirt wurde, d. h. ihr Wachsthum ist anfänglich gering, steigert sich bis zu einem bestimmten Maximum und sinkt successive auf Null, ohne dass irgend eine äussere Wachsthumsbedingung sich zu ändern braucht.

Was hier bezüglich der grossen Periode des Wachsthums der einzelligen Pflanze gesagt wurde, gilt für jede auch noch so hoch organisirte und noch so complicirt gebaute Pflanze; sie unterliegt als Ganzes und in allen ihren Theilen einem gesetzmässigen Wechsel der Wachsthumsintensität. Bei der Keimung der Schminkbohne wächst das Epicotyl über den Boden empor, und nach Beendigung seines Wachsthums beginnt das Wachsthum des nächsten

Stengelgliedes. Die Stengelglieder verhalten sich entweder ebenso, oder es tritt ihr Wachsthum schon auf, bevor das nächstältere vollkommen ausgewachsen ist.

Vergegenwärtigt man sich eine zusammengesetzte, vielfach verzweigte Pflanze und erwägt man, dass jedes Organ, jedes Stengelglied, jedes Gewebe, jede Zelle, ja jeder organisirte Theil der Zelle der grossen Periode unterliegt, so gewinnt man eine Vorstellung von dem höchst complicirten Rhythmus der in einer Pflanze ablaufenden Wachsthumsprocesse.

Ueber das Wesen der grossen Periode wurde bisher nichts Näheres bekannt. „Wie das Leben, ist natürlich auch alle Zuwachsbewegung zeitlich begrenzt“ [31]). Man denkt sich, wie unter Anderem dieser Ausspruch lehrt, die Begrenzung des Wachsthums und überhaupt die grosse Periode als unter der Herrschaft der Erblichkeit stehend und versuchte keine Erklärung ihres Zustandekommens. Die Einheitlichkeit der Erscheinung führte zu der Annahme, dass der grossen Periode stets dieselben Ursachen zu Grunde liegen, die man bisher immer nur als innere, nicht näher zu erklärende, ja überhaupt nicht nachweisbare angesehen hat.

Mit Rücksicht auf einige genauer analysirte Vegetationsprocesse ist es aber wahrscheinlicher, dass die grosse Periode eine Combinationswirkung verschiedener und wechselnder Ursachen sei.

Um die auf- und absteigende, die grosse Periode charakterisirende Wachsthumscurve zu verstehen, dürfte es zweckmässig sein, sich die Vorstellung zu bilden, dass zwei oder auch mehrere antagonistische Processe im Organismus thätig sind, von denen ein Theil fördernd, der andere hemmend auf das Wachsthum einwirkt. Unter dieser Voraussetzung wird die grosse Periode auch verständlich, wenn einer der massgebenden Einflüsse, z. B. der als Hemmung wirkende, ein äusserer sein sollte, wie folgendes Beispiel lehren dürfte.

Man sagt gewöhnlich, dass die Periodicität des Wachsthums eines Sprosses — natürlich abgesehen von secundären, durch äussere Vegetationsbedingungen hervorgerufenen Schwankungen — ausschliesslich durch innere Wachsthumsursachen beeinflusst werde. Man sagt, das Wachsthum eines Laubsprosses nehme ab und höre schliesslich ganz auf, selbst wenn alle äusseren Ernährungs- und Wachsthumsbedingungen erfüllt sind. Nun schreitet aber an Laubsprossen von Holzgewächsen, welche

mässig oder stark transspiriren, mit der Zunahme des Laubes die Transspiration in rascherer Progression fort als die Fähigkeit des Stammes und der Wurzel, unter gleichbleibenden äusseren Bedingungen das Wasser zu leiten und aufzunehmen, so zwar, dass von einem bestimmten Zeitpunkte an nicht mehr so viel Wasser zugeleitet werden kann, als durch rasche Verdunstung verloren geht. Dieser Umstand führt zur Verkürzung der Internodien, zur Verringerung und zum Stillstand der Blattentwicklung und schliesslich zum Abschluss des Zweigwachsthums. Bei Linden ist das Längenwachsthum der Sprosse gewöhnlich schon im Mai beendigt, während es bei Ulmen im Juli meist noch nicht ganz erloschen ist. Im ersteren Falle tritt die Hemmung des Wachsthums durch Transspiration früher ein als im letzteren. Erlen, welche in sehr feuchtem Grunde stehen, entwickeln, wie es scheint, ihre Sprosse so lange weiter, als die Temperaturverhältnisse das Wachsthum der oberirdischen Organe ermöglichen. Bei Linde und Ulme ist mithin durch Transspiration, bei feuchtgründig stehenden Erlen wahrscheinlich durch die Temperatur der Sprossentwicklung eine Grenze gesetzt [32]).

Der Rhythmus der Vegetationsprocesse tritt uns im Entwicklungsgange zahlreicher Pflanzen sehr anschaulich entgegen.

Den einfachsten Fall bilden die ephemeren und annuellen Monokarpen; dem Keimen folgt die Entwicklung der Vegetations-, endlich der Fructificationsorgane; schliesslich werden die Samen, beziehungsweise Sporen gebildet, welche bei den Ephemeren häufig sofort den Kreislauf von Neuem beginnen, während bei den annuellen jede Kreislaufsperiode von der nächsten durch eine Periode der Ruhe getrennt ist. In beiden Fällen reihen sich Keimen, Vegetiren, Blühen und Fruchten aneinander. Diese Reihenfolge halten auch mit Einschiebung von Ruheperioden, Abstossen von functionsuntauglich gewordenen Organen die perennirenden Gewächse ein.

In den nächsten Capiteln sollen diese Lebensabschnitte, ferner die Ruheperiode und die Ablösung der Organe vom biologischen Standpunkte aus erörtert werden. Hier seien nur die wichtigsten Abweichungen vom normalen Typus hervorgehoben.

Zahlreiche Holzgewächse unserer Gegenden blühen schon im ersten Frühlinge, vor der Belaubung. Erst nach vollendeter Laubbildung tritt die Fruchtreife ein. Als Beispiele seien *Daphne Mezereum* und *Cornus mas* genannt.

Eine andere Abweichung vom normalen Typus finden wir bei der Herbstzeitlose. Wie bekannt, blüht diese Pflanze bei uns im Herbste, und erst im nächsten Sommer nach erfolgter Laubbildung fruchtet sie. Die durch die Assimilation der grünen Vegetationsorgane gewonnenen plastischen Stoffe kommen dem Samen, den Fruchttheilen und der Knolle zugute, aus welcher im Herbste wieder die Blüthen hervortreten.

In den regenreichen Wäldern von Barma und den brasilianischen Savannen gibt es zahlreiche Baumarten, welche nur zur Regenzeit belaubt sind und in der heissen, regenlosen Zeit im entlaubten Zustande blühen.

Eine vierte charakteristische Abweichung vom normalen Entwicklungstypus zeigen zahlreiche, dem feuchtwarmen immergrünen Tropengebiete angehörige Holzgewächse, welche das ganze Jahr hindurch grünen, blühen und fruchten.

Diese Verschiebung, beziehungsweise Zusammendrängung der einzelnen Entwicklungsphasen ist durchaus auf klimatische Verhältnisse zurückzuführen. Es geht dies schon daraus hervor, dass eine und dieselbe Art unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen einen verschiedenen Rhythmus der Vegetationsprocesse zu erkennen gibt, wie folgende Beispiele lehren: *Daphne Mezereum* und *Colchicum autumnale* erzeugen sowohl im Norden, wie auf hohen Gebirgen gleichzeitig Blüthe und Laub[33]). *Robinia Pseudacacia*, welche bei uns während der Belaubung blüht, entwickelt in Unteritalien zuerst die Blüthen und dann erst die Blätter[34]). In Cumana ist die Rebe immergrün und bringt zu allen Jahreszeiten Blüthen und Früchte hervor (A. v. Humboldt).

So sicher die klimatischen Einflüsse den Rhythmus der Vegetationsprocesse bedingen, so wenig ist die Pflanze befähigt, auf plötzliche Aenderung der klimatischen Factoren durch totale Umgestaltung ihres Vegetationscharakters zu reagiren. Vielmehr lehrt die Erfahrung, dass in der Regel die klimatischen Einflüsse nur allmälige, durch die Erblichkeit unterstütze Veränderungen in der Entwicklungsweise der Pflanzen hervorrufen, welche zur Entstehung klimatischer Varietäten führen.

Diese allmälige Angewöhnung an geänderte klimatische Bedingungen ist nichts Anderes als eine Form der Anpassung, über welche erst in einem später folgenden Capitel abgehandelt werden wird.

V. Capitel.

Keimen und Treiben.

Unter Keimen versteht man die Entwicklung des im Samen enthaltenen Embryo unter bestimmten äusseren Bedingungen (Keimungsbedingungen) und unter vorwiegender oder ausschliesslicher Ernährung durch die im Samen selbst aufgestapelten Reservestoffe.

Auch die aus Sporen — im weitesten Sinne genommen — vorsichgehende erste Entwicklung von kryptogamischen Gewächsen, also die Entstehung des Protonema, der Prothallien, Mycelien und anderer thallöser Vegetationskörper aus Conidien, Brutzellen, Zygosporen von Pilzen etc. wird — wenigstens so weit die Reservestoffe der Sporen dabei betheiligt sind — unter den Begriff der Keimung gebracht.

Hingegen versteht man unter Treiben die Entwicklung von an Stamm- und Wurzelknollen befindlichen Knospen, von Zwiebeln und ähnlichen Vermehrungsorganen. Auch hier erfolgt die Entwicklung nur unter bestimmten äusseren Bedingungen und auf Kosten jener Reservestoffe, welche in den Knollen, Zwiebeln etc. enthalten sind.

Reife und Keimfähigkeit der Samen. Der Zustand, in welchem ein Same sich von der Pflanze loslöst, um sich selbständig weiterzuentwickeln, wird als Reife bezeichnet.

Es wird gewöhnlich angenommen, dass mit der Reife die Keimfähigkeit der Samen sich einstelle; dies ist aber nicht richtig. Denn erstlich gibt es zahlreiche Pflanzen, deren Samen vor der Reife keimfähig geworden sind (F. Cohn 1849), und andere, die nach allen äusseren Kennzeichen als reif zu bezeichnen sind und die Keimfähigkeit noch nicht erreicht haben.

Lange bekannt ist das „Auswachsen“ unreifen Getreides, ferner, dass die „grünen“ Samen mancher, in unseren Gärten keinen reifen Samen hervorbringenden Gewächse (z. B. *Sophora*), doch zum Keimen zu bringen sind. Als Regel kann bezüglich der vor der Reife keimfähig werdenden Samen gelten, dass, wenn die bei der Samenentwicklung statthabenden Organisationsprocesse ihr Ende erreicht haben, die Keimfähigkeit eingetreten ist. Die Samen sind in diesem Zustande sehr wasserreich und gehen einfach durch Wasserabgabe in den Reifezustand über. Dies Reifwerden leistet also nichts für die Keimfähigkeit, wohl aber bringt es den Samen

in den Stand, lange im keimfähigen Zustande ausdauern zu können.

Die Samen von *Viscum* scheinen im Herbste völlig reif zu sein; doch sind sie in dieser Zeit nicht zum Keimen zu bringen. Erst im April oder Mai des nächsten Jahres werden sie keimfähig [35]). Es konnte bis jetzt in der Ruhezeit keinerlei Veränderung an diesen Samen festgestellt werden. Dieselben haben eine Ruheperiode durchzumachen, während welcher in ihren Geweben wahrscheinlich chemische Veränderungen vorsichgehen. Es wird angenommen, dass in der Ruhezeit sich in den Samen Fermente bilden, welche zur Löslichmachung der aufgespeicherten Reservestoffe oder zu anderen für die Keimung erforderlichen Processen dienen.

Zu den Samen, welche erst nach der Reife keimfähig werden, sind auch die von *Salisburya* zu stellen. Bei diesen Samen kann man aber die Ursache des späten Eintrittes der Keimfähigkeit angeben. Hier erfolgt nämlich die Befruchtung und Embryoanlage erst an dem anscheinend reif gewordenen, von der Mutterpflanze abgelösten Samen (s. Bd. II, p. 240).

Die ephemeren Phanerogamen werden schon im Momente der Reife keimfähig. Anders verhalten sich die annuellen Phanerogamen, welche sich wohl zumeist in derselben Vegetationsperiode, in der sie blühen und fruchten, aussäen, aber in dieser Zeit noch nicht aufkeimen. Die Samen annueller Frühlingspflanzen keimen erst viele Monate nach der Reife, z. B. die von *Draba verna* erst nach etwa zehn bis eilf Monaten.

Es liegen über diese Verhältnisse der Annuellen bisher nur sehr spärliche Beobachtungen vor. Indess lässt sich doch jetzt schon sagen, dass das späte Aufkeimen der Annuellen auf zweierlei Weise verursacht werden kann, nämlich entweder durch den späten Eintritt der Keimfähigkeit nach erfolgter Reife, oder durch den gleich näher zu erörternden Keimverzug. Auf die eine oder auf die andere Weise wird die den klimatischen und Standortsverhältnissen angepasste Entwicklungszeit der Annuellen geregelt.

Unter Keimverzug [36]) versteht man die verspätete Keimung völlig keimungsfähiger Samen. Die Ursache des Keimverzuges liegt entweder in der schweren Quellbarkeit der Samenschale, oder in ungünstigen Keimungsbedingungen. Die Samen von *Colchicum*, *Robinia*, *Cytisus Laburnum* bleiben selbst dann, wenn sie fortwährend feuchtgehalten werden, auch nach Jahresfrist zum Theile noch unaufgequollen, behalten dabei aber ihre Keimfähigkeit.

Auf diese Weise kann die Keimung auf Monate, ja auf mehrere Jahre hinaus verschoben werden. Wenn solche mit harten Schalen versehene Samen angeschnitten, geschält oder überhaupt in einen Zustand gebracht werden, der den directen Zutritt des Wassers zum Samenkern ermöglicht, so tritt sehr frühzeitig die Keimung ein [37]). Manche Pflanzen bringen nur zum Theile schwer quellbare Körner hervor, z. B. *Trifolium pratense;* ein Theil der Samen solcher Pflanzen keimt rasch auf, der Rest erhält sich lange keimfähig und gelangt viel später erst zur Weiterentwicklung. Andere Ursachen des Keimverzuges sind: geringe Feuchtigkeit, ungenügender Sauerstoffzutritt, ungünstige Temperatur etc. Ungenügende Wasserzufuhr verzögert ausserordentlich die Keimung. Während die Getreidearten bei sehr günstigen Bedingungen schon nach zwanzig Stunden keimen, erfolgt im absolut feuchten Raum bei schwankender Temperatur, wodurch etwas Condensationswasser gebildet wird, erst nach mehreren Wochen das Keimen. Ein starker Keimverzug stellt sich ein, wenn die Samen nicht fortwährend mit der nöthigen Wassermenge versehen sind, was bei freiwilliger Aussaat in der Natur häufig genug vorkommt. Ein Theil einer Aussaat von *Taraxacum officinale* wurde fortwährend feucht gehalten, der andere unter übrigens gleichen Bedingungen aber derart behandelt, dass durch je drei Tage den Früchtchen die nöthige Feuchtigkeit geboten wurde; zwischendurch blieben sie aber durch je einen trocken. Der erste Theil der Aussaat lieferte nach drei Tagen den ersten Keimling. Nach acht Tagen keimten 50 Percent der Früchtchen. Von dem zweiten Theil der Aussaat keimten innerhalb 30 Tagen nur 26 Percent und nach weiteren 60 Tagen noch 18 Percent. In tiefen Bodenschichten erhalten sich die Samen wegen geringen Sauerstoffzutrittes lange Zeit keimfähig. Die eben reifgewordenen Früchtchen von *Sonchus oleraceus* gelten als keimunfähig. Thatsächlich keimen sie auch unter gewöhnlichen Verhältnissen im Herbste nach der Reife noch nicht auf [38]). Genaue Versuche haben aber gelehrt, dass diese Früchtchen schon vor der Reife keimfähig werden, nachdem sie ihre volle morphologische Ausbildung erlangt haben, und dass sie auch im Zustande der Reife keimfähig sind, allerdings nur zu 5 bis 10 Percent; allein nur bei sehr günstiger Temperatur, welche in der Nähe des Optimums gelegen ist, erfolgt die Keimung [39]).

Es liegen bereits mehrere interessante Beobachtungen über den späteren Eintritt der Keimung von unter natürlichen Ver-

hältnissen befindlichen Samen vor. So wurde beobachtet, dass die Samen von *Euphorbia* (*Tithymalus*) *Cyparissias*, welche im Frühlinge nach der im Herbste erfolgten Reife ausgesäet wurden, erst nach vier bis sieben Jahren keimten. Die grösste Zahl der Keimlinge trat erst sieben Jahre nach der Aussaat über den Boden. *Euphorbia exigua* keimte erst neun Jahre nach der Aussaat[40]). Manche Samen keimen zum Theile im ersten Jahre, zum Theile erst in den folgenden Jahren, z. B. *Trifolium pratense*, *Robinia Pseudacacia*, *Cytisus Laburnum*. Die Ursache des Keimverzuges dieser Pflanzen liegt, wie aus den früheren Auseinandersetzungen zu ersehen, in dem schwierigen und späten Quellen der Samenschale. Auch bei *Reseda lutea*, *Dianthus Armeria* und anderen Pflanzen wurden solche Verspätungen im Aufkeimen eines Theiles der Samen beobachtet[41]), doch sind die Ursachen des Keimverzuges in diesen Fällen noch nicht genügend aufgeklärt.

Diesen Beispielen langer Andauer der Keimfähigkeit*) seien andere gegenübergestellt, welche lehren, dass die Samen mancher Pflanzen sehr frühzeitig ihr Keimvermögen einbüssen. Gewöhnlich wird von den Samen der Weiden und Pappeln angegeben, dass sie schon nach wenigen Tagen ihr Keimvermögen vollständig verlieren, ein scharfes Eintrocknen an der Sonne nicht vertragen, überhaupt nur keimen, so lange sie sich im saftigen Zustande befinden. Nach Versuchen, die mit Samen von *Populus nigra* und *Salix purpurea* angestellt wurden[42]), bleiben diese Samen viel länger keimfähig, vertragen nicht nur das Eintrocknen, sondern nach demselben auch eine Erwärmung auf 60 (*Populus*), ja sogar auf 70 ° C. (*Salix purpurea*). Mit dem Alter der Samen nimmt aber das Keimvermögen rasch ab. So keimten frische Samen von *Salix purpurea* nach 24 Stunden vollständig auf; ältere brauchten zwei bis vier Tage zur Keimung. Von 40 Tage alten keimten nur 21, von 60 Tage alten nur 10, von 85 Tage alten nur 8 Percent. Noch rascher geht bei der Pappel das Keimvermögen verloren, 50 Tage alte Samen keimten gar nicht mehr.

Es wird angegeben, dass die gerbstoffreichen Samen sehr schnell ihr Keimvermögen einbüssen. Reifgewordene Eicheln sind nach einem Jahre, Kaffeebohnen angeblich nach sechs Monaten nicht mehr zum Keimen zu bringen. Oelhaltige Samen halten sich gleichfalls nicht lange, da die Veränderungen der Fette infolge

*) Wie lange die Keimkraft der Samen überhaupt erhalten bleibt, wird erst in einem der folgenden, der Vitalität gewidmeten Capitel dargelegt werden.

Sauerstoffabsorption (Festwerden der „trocknenden Oele“, z. B. bei Leinsamen, oder Ranzigwerden der „nicht trocknenden Fette“), vielleicht auch andere Umstände die Keimfähigkeit beeinträchtigen. Am längsten scheinen jene Samen, deren Reservestoffe vornehmlich aus Stärke bestehen, ihr Keimvermögen zu bewahren; aber auch diese Samen zeigen in dieser Beziehung grosse Unterschiede. Beispielsweise verliert der Roggen schon nach zwei Jahren, Mais und Hafer erst nach 10 bis 12 Jahren das Vermögen zu keimen.

Reife und Keimfähigkeit der Sporen. Die Sporen scheinen sich in Betreff der Reife und Keimfähigkeit ähnlich wie die Samen zu verhalten. Es liegen aber diesbezüglich nur sehr wenige Beobachtungen vor. Die Sporen der Equiseten verlieren schon nach einigen Tagen ihr Keimvermögen, während die Sporen von Pilzen, namentlich die der gemeinsten Schimmelpilze, sich jahrelang keimfähig erhalten. Es scheint, als ob auch unreife Sporen mancher Pflanze keimen können, doch liegen darüber noch keine genauen Versuche vor. Hingegen ist es sichergestellt, dass die Dauersporen (Ruhesporen) mancher Algen und Pilze monatelange unter den Keimungsbedingungen sich befinden, ehe sie keimen, also gleich den Samen vieler Gewächse eine Ruheperiode durchzumachen haben.

Triebfähigkeit. Es wurde schon oben erwähnt, dass Knollen, Zwiebel und ähnliche der Vermehrung dienende Organe einer Ruheperiode unterliegen. Die Knospen dieser Reproductionsorgane halten mithin nach der Reife selbst unter den günstigsten Vegetationsbedingungen in ihrer Weiterentwicklung inne und beginnen erst dann zu treiben, wenn diese Periode der Ruhe vorüber ist.

Es liegen noch zu wenige Beobachtungen in dieser Richtung vor, als dass man mit Bestimmtheit angeben könnte, ob alle derartigen Organe der genannten Ruheperiode unterliegen. In warmen Frühlingen gelangen manche Knollen- und Zwiebelgewächse zur rascheren Entwicklung, während andere aus der dargebotenen Wärme keinen Nutzen ziehen. Zur ersteren Kategorie gehört *Gagea*, zur zweiten *Orchis*[43]). Aus diesen Beobachtungen ist abzuleiten, dass *Gagea* keine Ruheperiode hat oder eine kürzere als *Orchis*.

Keimungsbedingungen. Damit ein keimfähiger Same keimen könne, muss derselbe unter bestimmte äussere Vegetationsbedingungen kommen. Die wichtigsten: Wasser, Sauerstoff, passende

Temperaturverhältnisse, in gewissen Fällen Licht, sind schon in der Physiologie abgehandelt worden.

In der Regel keimt ein Same, nachdem er früher den mit der Reife gewöhnlich verbundenen lufttrockenen Zustand angenommen hat. Nur die Samen verhältnissmässig weniger Pflanzen sind im reifen Zustande noch ziemlich wasserreich und keimen dann häufig sofort, z. B. die Samen der Pappeln und Weiden. Es wurde aber schon oben (p. 43) mitgetheilt, dass diese Samen auch im lufttrockenen Zustande noch keimfähig sind. Hingegen wird angegeben, dass die Samen von *Pontederia* (*Eichhornia*) *crassipes*, *Mayacca fluviatilis* und *Heteranthera* erst dann, und zwar im Wasser keimen, nachdem sie früher lufttrocken geworden sind [44]). Aehnliches wird für manche Algen angegeben. So müssen die Fortpflanzungszellen von *Chlamydococcus pluvialis* zum mindesten einen Tag trocken liegen, damit ein neuer Generationscyclus beginnen könne [45]).

In der Regel ist ein bestimmtes Substrat oder Medium für die Samenentwicklung nicht erforderlich, was auch begreiflich erscheint, da die zur Organbildung der Keimlinge erforderlichen plastischen Stoffe gewöhnlich massenhaft im Samen aufgehäuft sind.

Es sind aber sehr zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel bekannt geworden. Vor Allem sei auf die wichtige Thatsache hingewiesen, dass die Samen mancher Pflanzen nicht die ausreichende Menge von mineralischen Substanzen enthalten, welche zur Keimung erforderlich sind, so dass solche Pflanzen doch auf den Boden oder auf ein mit den dem Samen mangelnden Mineralsubstanzen versehenes Wasser angewiesen sind. Es vollendet beispielsweise die Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*) erst bei Zufuhr von Kalksalzen die Keimung [46]).

Weiters ist zu erwähnen, dass manche Samen hin und wieder oder unter natürlichen Verhältnissen constant nur aus der Frucht herauskeimen. Man kann diese Erscheinung manchmal an der bei uns als Topfpflanze häufig cultivirten *Ardisia* bemerken: aus der reifenden Frucht treten die Wurzeln der eingeschlossenen Keimlinge hervor. Am Mangle- oder Mangrovebaum (*Rhizophora Mangle*) keimt der Same stets aus der Fruchtlage. Von den Stämmen dieses Baumes gehen Luftwurzeln in den schlammigen Grund hinab, welche man früher als weiterentwickelte Keimwurzeln angesehen hat. Genaue neuere Untersuchungen haben den wahren Sachverhalt dargelegt [47]). Die Luftwurzeln gehen direct von den

Stämmen aus. Die Keimlinge erreichen am Baum eine Länge von 0·3 bis 0·5 Meter, lösen sich dann von der Mutterpflanze los und keimen entweder auf dem sumpfigen Grund weiter, oder werden durch das an den Standorten des Manglebaumes nie fehlende Wasser weitergeführt. Eine andere Verbreitungsart des Manglebaumes ist nicht bekannt. Die Keimung der Manglesamen am Baum ist eine sehr merkwürdige Anpassung, ohne welche diese Baumart kaum bestandfähig bliebe. Würden sich die bei der Keimung offenbar normal verhaltenden, nämlich sehr sauerstoffbedürftigen Samen dieses Baumes wie die anderer Pflanzen ablösen, so würden sie weder im Wasser, noch im Schlamme die zum Keimen erforderliche Sauerstoffmenge finden, vielleicht auch vorzeitig durch Fäulniss zu Grunde gehen.

Auch die echten Parasiten sind häufig schon im Keimungsstadium auf ein bestimmtes Medium angewiesen. Wohl keimt *Viscum* auf jeder Unterlage, z. B. auf todtem Holz, Steinen, Glas etc., und benöthigt erst in späteren Entwicklungsstadien ein lebendes Substrat; aber *Cuscuta* muss schon in der Zeit, wenn sie über die ersten Keimungsstadien hinaus ist, nämlich wenn die Würzelchen hervorgetreten sind, mit der Nährpflanze in Berührung kommen. Die Samen der Orobancheen keimen erst auf den Wurzeln der betreffenden Nährpflanzen; ja es wurde nachgewiesen, dass diese Wurzeln erst dann einen günstigen Keimboden für die Samen des genannten Schmarotzers bilden, wenn sie mit dem Boden in Berührung stehen[48]). Wahrscheinlich entsteht durch die Einwirkung des Wurzelsecrets auf gewisse Bodenbestandtheile eine Substanz, ohne welche die Keimung der Orobanche-Samen nicht eingeleitet werden kann.

Beginn und Geschwindigkeit der Keimung. Biologische Eigenthümlichkeiten der Keimpflanzen. Keimfähige Samen brauchen verschiedene Zeiträume bis zum Beginne der Keimung (Hervortreten der Würzelchen aus der Testa). Diese Zeiträume hängen nicht nur von der Art der Pflanze und von den Bedingungen der Keimung (Menge des dargebotenen Wassers, Höhe der Temperatur etc.), sondern auch von Zuständen ab, denen die Samen vor der Keimung ausgesetzt waren.

Es handelt sich hier blos um jene Förderungen, beziehungsweise jene Hemmungen des Keimungsprocesses, welche die Samen infolge vorhergegangener Einwirkungen erfahren. In dieser Beziehung ist zunächst zu erwähnen, dass die Umstände, unter

welchen Samen reifen, auf den Eintritt der Keimung von Einfluss sind. In der Sonne gereifte Samen von *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale* keimen schneller als im tiefen Schatten gereifte. Die Samen vieler, erhöhter Temperatur (50 bis 70 ° C.) ausgesetzt gewesener Pflanzen keimen rascher als unerwärmt gebliebene. Es geht dies aus Versuchen hervor, welche mit Coniferen und Getreidearten (Weizen, Roggen) und an der südpersischen *Stipa tortilis* angestellt wurden [49]).

Beide Erfahrungen, Abkürzung der Keimung infolge Sonnenreife und Erwärmung nach erfolgter Reife, sind in biologischer Beziehung von Interesse, weil sie lehren, wie in Gegenden, welche eine kurze Vegetationsperiode haben (Steppengebieten, wo infolge der Winterkälte und rasch eintretender und lange andauernder Sommerdürre die Vegetationszeit oft nur zwei bis drei Monate währt) die äusseren Factoren zusammenwirken, um die Vegetationsdauer einer Pflanze abzukürzen. Dass Temperaturen von 50 bis 60 ° C. auf die Samen zur Zeit der Sommerdürre einwirken, ist nicht zu bezweifeln, da man solche hohe und noch höhere Temperaturen an von der Sonne bestrahlten Böden auch im Steppengebiete beobachtet hat [50]). Es sei noch erwähnt, dass auch die Fruchtreife an sonnigen Standorten früher als an schattigen eintritt. Es kann, wie später noch näher dargelegt werden wird, die Fruchtreife durch sonnigen Standort auf ein Drittel der Zeit reducirt werden.

Da auch in kalten Zonen die Vegetationsperiode sehr verkürzt ist, so entsteht die Frage, ob nicht auch durch die Wirkung der Kälte auf Samen eine Beschleunigung der Keimung herbeigeführt wird. Vollständig gequollene Samen werden durch den Frost getödtet, hingegen erfahren halbgequollene Samen von Weizen, Roggen und Wicke durch Frostwirkung allerdings eine Herabsetzung des Keimpercentes, aber die meisten überlebenden Körner weisen eine grössere Keimungsgeschwindigkeit auf [51]). Weitere Versuche, namentlich mit Samen von Pflanzen, welche sich niederer Temperatur angepasst haben und infolge dessen eine kurze Vegetationszeit haben, wären, namentlich in pflanzengeographischer Beziehung, von Wichtigkeit.

Zahlreiche Schutzeinrichtungen geben sich schon im Bau des Samens zu erkennen, welche einerseits dazu dienen, diese Organe zur Zeit der Ruhe vor äusseren Angriffen zu bewahren, andererseits der Sicherung der Keimung gewidmet erscheinen. Es ist ja auch ganz begreiflich, dass gerade die Samen und die jungen

Keimlinge des vielseitigsten Schutzes bedürftig sind. Schon die Samenhaut erweist sich in dieser Beziehung auf das zweckmässigste eingerichtet. Den Keimling nach aussen dicht abschliessend, bewahrt sie denselben vor dem offenbar schädigenden Einfluss des häufigen Wechsels von vollständiger Durchtränkung mit Wasser und Austrocknung, vor zu rascher Wasseraufnahme und gleichzeitig wohl auch vor den verderblichen Einwirkungen der Schimmelpilze und Fermentorganismen. Während der dichte Abschluss durch eine derbe Haut einerseits gefördert wird, um den Keimling vor Zutritt schädlicher Organismen zu bewahren, wirkt derselbe andererseits hemmend auf die für den Keimungsprocess so nöthige Wasseraufnahme und Quellung. Ein für den Keimungsprocess erforderliches Gleichgewicht in den Schutzeinrichtungen finden wir aber in mehrfacher Weise herbeigeführt: durch die im Vergleiche zur Ausdehnung der Samenhaut kleine Fläche des Nabels kann das Wasser relativ rasch in das Innere des Samens eindringen, Albumen und Embryo mit der nöthigen Wassermenge versorgen; durch quellende Zellschichten (Quellschichten; sehr schön z. B. bei *Plantago Psyllium* ausgebildet; s. Fig. 5) der Samenschale wird das aufgenommene Wasser festgehalten, dessen Zutritt zu den Keimtheilen regulirt und selbst dann noch ermöglicht, wenn der Boden, in welchem der keimende Same sich befindet, einzutrocknen beginnt u. s. w. [52]).

Fig. 5.

Vergr. 30. Querschnitt durch einen im Wasser aufquellenden Samen von *Plantago Psyllium* (halbschematisch). *s s'* äusserer, stark quellender Theil der Samenhaut (Quellschichte); *i* innere, nur schwach quellende Schichte der Samenhaut, *E* Endosperm, *K* Keim (Embryo). Bei *s'* ist die Quellung der Zellen bereits viel stärker als bei *s* eingetreten; in den peripheren Theilen von *s'* hat sogar schon die Auflösung begonnen

Die oben geschilderten Reifeperioden, sowie die Keimungstemperaturen sind den anderweitigen Lebensverhältnissen der Keimpflanzen angepasst: die Samen der Ephemeren haben keine, die der biennen Pflanzen in der Regel keine oder nur eine kurze Ruheperiode durchzumachen; wohl aber müssen die annuellen eine solche absolviren; diese Ruheperiode ist desto länger, je früher im Jahre sie keimen und fruchten, die Keimungstemperaturen liegen desto höher, in je wärmeren Gegenden die betreffenden

Pflanzen sich entwickeln u. s. w. Die letztere Eigenthümlichkeit prägt sich auch in unseren, den verschiedensten Vegetationsgebieten der Erde entstammenden Culturpflanzen aus. Roggen und Lein keimen schon wenige Grade über dem Gefrierpunkt und können deshalb schon im März gebaut werden, während Ricinus, Kürbis, Melone, Tabak etc. erst über 12° zu keimen beginnen und bei uns erst mit Erfolg im Mai gesäet werden.

Anlage und Ausbildung der den Keimlingen angehörigen Organe bieten in biologischer Beziehung viel Bemerkenswerthes dar, da auch schon in diesem Entwicklungsstadium die Anpassung an die äusseren Existenzbedingungen sich bethätigen muss. Je geringer die Menge der Reservestoffe ist, welche der Samen führt, desto rascher bilden sich bei der Keimung die zur Assimilation der unorganischen Nahrung erforderlichen Organe, das Laub, aus, desto früher ist der Keimling auf das Licht angewiesen, erzeugt epigäische ergrünende und oft nach der Keimung noch weiterwachsende (*Cucurbita*), bei der Kohlensäure-Assimilation mitwirkende Cotyledonen. Tiefwurzelnde Gewächse erzeugen gewöhnlich schon im Keimungsstadium eine relativ starke Wurzel. Schmarotzer und Wasserpflanzen lassen die entsprechenden Anpassungserscheinungen, wie bereits oben angedeutet wurde, schon im Keimungsstadium erkennen.

VI. Capitel.

Vegetiren.

Dem Keimen folgt das Vegetiren, d. i. die Ausbildung jener Organe, welche den vegetativen Processen der Pflanzen dienen, also vor Allem der Ernährung des Organismus überhaupt und der Bildung jener plastischen Stoffe, welche entweder blos zur Frucht- und Samenbildung verwendet, oder auch als Reservestoffe für den eigenen Stock aufgestapelt werden.

Man unterscheidet oberirdische und unterirdische Vegetationsorgane. Zu den ersteren gehören Blätter und Stammgebilde, zu den letzteren Wurzeln und unterirdische Stämme (Rhizome, Zwiebel etc.). Bei den Aërophyten (vergl. oben p. 19) kommen oberirdische Wurzeln (Luftwurzeln) vor. Es gibt aber auch wurzellose Aërophyten (*Tillandsia usneoides*) und auch Landpflanzen, welche neben den Boden- auch Luftwurzeln

haben (*Rhizophora, Pandanus, Hartwegia* etc.). Die an unterirdischen Stammgebilden auftretenden Blätter sind entweder zu functionslosen Schuppen (an Rhizomen) oder zu dicken, fleischigen Reservestoffbehältern (fleischigen Zwiebelschuppen) umgebildet.

Die Hauptfunctionen der Vegetationsorgane sind schon in der Physiologie erörtert worden; hier handelt es sich selbstverständlich blos um die Erörterung der biologischen Verhältnisse dieser Organe.

Vor Allem ist die Anpassung dieser Organe an die äusseren Vegetationsverhältnisse, namentlich an das Medium, an die Andauer der jährlichen Vegetationszeit, an die Temperatur-, Feuchtigkeits- und Beleuchtungsverhältnisse zu berücksichtigen.

Die specifischen Anpassungen an das Medium werden später in einem besonderen Abschnitte eingehender beschrieben und erklärt werden. Die Anpassung an die Vegetationszeit spricht sich am deutlichsten in jenen Vegetationsgebieten aus, wo die Bedingungen zum Grünen, Blühen und Fruchten das ganze Jahr vorhanden sind, und in solchen, wo diese Bedingungen nur auf eine kurze Periode eingeschränkt sind. In ersteren herrschen ausdauernde Pflanzen vor, welche das ganze Jahr hindurch Laub, Blüthen und Früchte hervorbringen. In letzteren erscheinen alle Gewächse kurzen Vegetationsepochen vollkommen angepasst. Ephemere und kurzlebige Annuelle treten häufig auf, desgleichen mit unterirdischen Stämmen ausdauernde Perenne. Die unterirdischen Organe der letzteren: Wurzeln, Rhizome, Knollen und Zwiebeln, widerstehen lebend den hohen und niederen Temperaturen, welchen diese Gewächse zur Zeit der Vegetationsruhe ausgesetzt sind, und entwickeln rasch ihre oberirdischen Vegetationsorgane, welche in kurzer Zeit die für die unterirdischen Reservestoffbehälter erforderlichen und die zur Blüthen- und Fruchtbildung nöthigen plastischen Stoffe bilden; der Abschluss des activen Lebens durch Blüthe und Frucht erfolgt in kurzer Zeit. Wo die Vegetationszeit, wie in den kältesten Vegetationsgebieten, auf das äusserste eingeschränkt ist, fehlen die Holzgewächse. Treten aber in Gebieten mit kurzer Vegetationsepoche Holzgewächse auf, so sind dieselben durch eine lange Ruheperiode und dementsprechend durch die Fähigkeit ausgezeichnet, in kurzer Zeit ihre active Lebensepoche abzuspielen. Im Taymirlande ist die sibirische Lärche (*Larix sibirica*) nur durch zehn Wochen belaubt

und erzeugt Jahresringe, welche in radialer Richtung nur aus ein bis drei Zellen bestehen [53]).

Die Entwicklung der oberirdischen Vegetationsorgane wird, sonstige günstige Lebensbedingungen vorausgesetzt, durch Luftfeuchtigkeit besonders begünstigt. Es lässt sich dies experimentell erweisen. In feuchter Luft bildet sich das Laub reichlicher aus, die Blätter vergrössern sich mehr als in einer trockenen Atmosphäre; Axillarknospen, welche in trockener Luft geschlossen bleiben, entwickeln sich häufig in feuchter Luft, Terminalknospen produciren in feuchter Luft länger hindurch Laub, als in trockener. In feuchter Luft entwickeln die Bäume reichlicher Laub, als in trockener. Die auf Rügen stehenden, überhaupt alle der vollen Wirkung des Seeklimas ausgesetzten Buchen sind reicher belaubt, als die in gleicher Breite tief im Binnenlande stehenden.

Hohe Temperatur und starke Beleuchtung schränken bei geringer Luftfeuchtigkeit die Entwicklung der Vegetationsorgane ein. An sonnigen, trockenen Standorten kommen Bäume und Sträucher rascher zum Blühen, als an schattigen, wo eine viel reichere Laubentwicklung dem Stadium des Blühens vorangeht. An schattigen Standorten erzeugt *Taraxacum officinale*, ehe die Blüthenschösse hervortreten, zahlreichere und grössere Wurzelblätter, als an sonnigen Plätzen. Zieht man *Taraxacum officinale* im absolut feuchten Raum und nebenher unter fast gleichen Verhältnissen bei mittlerer Luftfeuchtigkeit, so bemerkt man zunächst eine ausserordentliche Vergrösserung der Blattfläche im ersteren Falle. Die Blätter der im absolut feuchten Raume gezogenen Pflanzen erreichen eine Länge bis 60 *cm*, werden also drei- bis viermal länger, als bei

Fig. 6.

Stark verkleinert. *A* in Wirklichkeit circa 60, *B* und *B'* 12 bis 15 *cm* lang. Blätter von *Taraxacum officinale*, alle von der gleichen Aussaat, aber *A* im absolut feuchten Raume, *B* und *C* bei mittlerer Luftfeuchtigkeit unter sonst gleichen Verhältnissen cultivirt.

mittlerer oder geringer Luftfeuchtigkeit gezogene Blätter. Aber auch die Gestalt der Blätter wird eine andere je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen, wie die vorstehende Figur 6 zeigt. Offenbar ist es die grössere Ductilität, die geringere gegenseitige Spannung der Gewebe der im dunstgesättigten Raume cultivirten Blätter, welche bedingt, dass dieselben nicht so tief eingeschnitten sind, als die in relativ trockener Luft gezogenen[54]). Wie schon früher erwähnt, wird die Abkürzung der Vegetationsepoche bei Steppenpflanzen hauptsächlich durch trockene Hitze hervorgerufen, welche nicht nur die Keimungsgeschwindigkeit befördert, sondern auch die Periode der Entwicklung der Vegetationsorgane abkürzt, rascher zum Blühen führt und, wie wir später sehen werden, auch die Fruchtbildung beschleunigt.

Wo hohe Temperatur, starke Beleuchtung und grosse Luftfeuchtigkeit zusammenwirken, wie in den tropischen Urwäldern, werden alle Lebensprocesse befördert und kann die Vegetationszeit der Gewächse sich über das ganze Jahr erstrecken.

Die jährliche Periode der Laubentfaltung ist, wie aus dem Mitgetheilten zur Genüge hervorgehen dürfte, von äusseren Verhältnissen abhängig. Allein es liegen zweifellos im Organismus selbst auch Ursachen, welche auf die Dauer dieser Epoche von Einfluss sind. Diese inneren Wachsthumsursachen entziehen sich zumeist noch unserem Verständnisse. Es ist unter Zuhilfenahme der äusseren Vegetationsverhältnisse nicht zu erklären, warum in unserem Gebiete, wo die Vegetationsepoche acht bis neun Monate dauert, die Epoche der Laubentwicklung bei jeder Art innerhalb enger Grenzen gebannt ist und bei verschiedenen Arten die verschiedenste Dauer aufweist, warum manche Pflanzen, z. B. *Galanthus nivalis* und *Scilla bifolia*, nur zwei grüne Blätter entwickeln, hingegen *Polygonum dumetorum* an einem bis 10 *m* langen Stengel eine erstaunlich grosse Zahl von Laubblättern erzeugt. Auch die Entstehung grundständiger Blattrosetten, die Kurz- und Langtriebe, die Entstehung der terminalen Axillar- und Terminalknospen werden auf innere Wachsthumsursachen zurückgeführt. In den zuletztgenannten Fällen lässt sich aber doch der Einfluss der Transspiration auf die Gestaltung der Vegetationsorgane nachweisen, wie schon oben (p. 38) bei Discussion der grossen Periode hervorgehoben wurde. Mit zunehmender Laubentwicklung steigert sich die Transspiration in rascherer Progression als die Fähigkeit zur Aufnahme und Weiterleitung des Wassers. Es stellt

sich dieses Missverhältniss namentlich in der heissen Jahreszeit häufig ein, wenn starke Transspiration mit Trockenheit des Bodens verbunden ist, wodurch ein absteigender Wasserstrom in mehr oder minder starkem Masse eingeleitet wird, durch welchen den jungen Blättern und ebenso den jungen Knospen Wasser entzogen wird. Der Entzug des Wassers durch den absteigenden Wasserstrom und durch directe Transspiration hemmt die Weiterentwicklung der Sprossenden, verwandelt dieselben in terminale Winterknospen (Ahorn, Rosskastanie) und sistirt das Wachsthum der Axillarknospe. Bringt man Holzgewächse mit sich schliessenden Terminalknospen in eine feuchte Atmosphäre, so bilden diese Knospen neuerdings Laub, und auch die Axillarknospen sind unter diesen Verhältnissen oft noch zur Weiterentwicklung zu bringen. Dass die Transspiration die Schliessung der Terminalknospen bedingt und auch die Axillarknospe in ihrer Entwicklung hemmt, wodurch sie in eine ruhende Knospe (Winterknospe) umgewandelt wird, lässt sich noch aus anderen Thatsachen entnehmen. Nach einer längeren, in den Juni oder Juli fallenden Regenperiode, die einer trockenen, warmen Zeit folgt, sieht man viele Axillarknospen Sprosse treiben und im Schliessen begriffene Terminalknospen wieder neues Laub hervorbringen. Die neuen Terminalsprosse sind häufig schon an der helleren

Fig. 7.

Zwei zu sympodialer Weiterentwicklung vorbereitete, Mitte Juli gesammelte Sprossenden der Ulme. *t* verkümmerter Terminaltrieb, von welchem blos das basale Ende *x* am Stamme zurückbleibt. *aa* Axillarknospen der abgebildeten Blätter, welche die Stelle der Terminalknospen annehmen und bestimmt sind, in der nächsten Vegetationsepoche den Spross fortzusetzen.

Färbung des neuen Laubes zu erkennen. Dass das transspirirende Laubblatt der in seiner Achsel stehenden Knospe Wasser entzieht, ist unter Anderem auch aus der Thatsache zu entnehmen, dass, wenn die primären Blätter eines Sprosses zu Stacheln umgebildet sind und überhaupt so gut wie gar nicht transspiriren, die in den Achseln solcher Blätter stehenden Knospen constant Laub entwickeln, wie z. B. an *Ribes Grossularia* und *Berberis vulgaria* zu sehen ist, bei welchen Pflanzen das ganze Laub von den in den Achseln der Stachelblätter stehenden Knospen ausgeht [55]).

Fig. 8.

Zu sympodialer Weiterentwicklung vorbereiteter, Ende Mai gesammelter Sprossgipfel der Linde. *t* bei Ablösung des verkümmerten Terminaltriebes zurückgebliebenes braunes Korkschüppchen. *a* Axillarknospe des abgebildeten Blattes, welche die Stelle der Terminalknospe annahm und bestimmt ist, in der nächsten Vegetationsepoche den Spross fortzusetzen. (Vollständige Verkümmerung des Terminaltriebes ist makroskopisch viel weniger deutlich, als in der Figur erkennbar.)

Die ofterwähnte, sehr merkwürdige sympodiale Ausbildung der Sprosse bei *Ulmus, Tilia, Fagus, Robinia, Gleditschia, Rhamnus cathartica* etc., welche dadurch zu Stande kommt, dass der reducirte Gipfeltrieb abgeworfen wird oder verkümmert und an Stelle der Terminalknospe eine Axillarknospe tritt, ist als eine Folge starker Transspiration anzusehen. Mit fortschreitender Laubentwicklung steigert sich auch bei diesen Gewächsen die Transspiration in rascherer Progression als die Fähigkeit, das erforderliche Wasser aufzunehmen und weiterzuführen. Die Folge davon ist wohl auch eine Reduction

der neuentstehenden Organe, welche aber nicht zum Schlusse der Terminalknospe, sondern dahin führt, den ganzen Gipfeltrieb zu reduciren. Derselbe wird nun in der Regel abgeworfen und zwar nachdem sich vorher eine Trennungsschichte gebildet hat. Dies geschieht z. B. bei der Ulme (Fig. 7) und *Robinia*, während bei der Linde (vergl. Fig. 8) häufig der Gipfeltrieb auf ein kleines, kaum erkennbares Wärzchen reducirt wird. Dass auch die eben besprochene sympodiale Sprossentwicklung auf die Folgen der Transspiration zurückzuführen ist, lehrt unter Anderem auch der Umstand, dass in lange andauernden Regenperioden die schon stark reducirten Gipfeltriebe wieder neue Blätter hervorbringen, ferner der Umstand, dass bei auf stark feuchtem Grunde stehenden Haselsträuchern die Entwicklung des Sprosses bis tief in den Herbst andauert, während bei Sträuchern derselben Art, welche auf mehr trockenen Orten wachsen, schon im Sommer der Sprossgipfel abgeworfen und an seine Stelle die oberste Axillarknospe getreten ist [56]).

Fig. 9.

Zweig- und Blattstück von *Platanus*. *k* intrapetiolare, vom Blattstielgrunde *p* bedeckte Knospe. In der Figur ist das Blatt von der Knospe abgehoben.

Der starke Wasserentzug, welchem die ausdauernden Axillar- und Terminalknospen der Holzgewächse ausgesetzt sind, indem dieselben nicht nur selbst transspiriren, sondern einen Wasserverlust durch Absaugung seitens der zunächst benachbarten Blätter erfahren, macht besondere Einrichtungen zum Schutze dieser Knospen erforderlich. An Eschen werden die äusseren Knospendecken zu Hüllen,

welche die Knospen vor Verdunstung schützen. An Ahornen (z. B. an *Acer campestre*) überwölbt der Blattgrund die Knospe so dicht, dass die Verdunstung der letzteren zum mindesten sehr vermindert werden muss. Dass die intrapetiolare Knospenbildung (Bd. II, p. 27) in erster Linie dazu dient, die durch den Blattgrund gedeckten Knospen vor Verdunstung zu schützen, ist wohl kaum zu bezweifeln. Während aber die intrapetiolare Knospenbildung der Platanen (Fig. 9) augenscheinlich keinen anderen Zweck hat, als die Knospe während der Zeit, wenn das Blatt sich noch am Stamme befindet, vor Verdunstung zu schützen, hat diese Art der Knospenbildung bei *Philadelphus coronarius* eine doppelte Aufgabe: erstlich die Knospe zur Zeit des Grünens vor Wasserabgabe zu bewahren, sodann nach der Entlaubung der Knospe einen Schutz gegen die Winterkälte zu gewähren (Fig. 10). Es löst sich nämlich bei diesem Strauche das Blatt nicht knapp über der Knospe los, sondern es bleibt der Blattgrund als schützende Hülle über der Knospe zurück [57]).

Fig. 10.

Vergr. circa 10mal. Halbschematischer Längsdurchschnitt. Intrapetiolare Laubknospe von *Philadelphus coronarius*. *K* Axillarknospe, bedeckt von dem durch die Trennungsschichte *T* abgegrenzten, als Knospendecke fungirenden Blattreste. *G* Ablösungsstelle des Blattgefässbündels. *PP'* Hautgewebe des Blattrestes. *P'' P'''* Periderm des Stammes.

Auch die Kurztrieb- und die sogenannte Wurzelblattbildung sind in vielen Fällen auf einen äusseren Einfluss, nämlich gleichfalls auf die Rückwirkung der Transspiration auf das Wachsthum dieser Sprosse zurückzuführen. Wenn man ganz junge eingewurzelte Blattrosetten von *Capsella bursa pastoris* zur Zeit kräftiger Vegetation im absolut feuchten Raume cultivirt, so verwandelt sich der gestauchte Spross in einen mit entwickelten Stengelgliedern versehenen. Aehnliches ist an *Azalea indica* zu beobachten; während dieses Gewächs in trockener Luft und genügender Besonnung nur Kurztriebe bildet, entstehen an demselben, wenn es in nahezu dampfgesättigtem Raume *) und gleich-

*) Der absolut feuchte Raum muss bei diesem Versuche vermieden werden, da sich in demselben *Azalea*-Stöcke, wie die meisten Holzgewächse entblättern.

falls genügender Besonnung cultivirt wird, nur Langtriebe. Hingegen lösen sich die Blattrosetten von *Taraxacum officinale* im absolut feuchten Raume nicht auf, zum Beweise, dass die Stauchung der Sprosse dieser Pflanze auf andere Weise als bei *Capsella* und *Azalea* zustande kommt. Durch Etiolement verwandeln sich auch jene gestauchten Sprosse, welche im feuchten Raume keine Auflösung erfahren, in aus gestreckten Internodien bestehende Sprosse. Selbst succulente Pflanzen (z. B. *Sempervivum*) erfahren im Etiolement eine Umwandlung der grundständigen Blattrosetten in Langsprosse.

Jede Pflanze entwickelt ihre ober- und unterirdischen Vegetationsorgane in einem bestimmten gegenseitigen Verhältniss. Entweder ist das Wurzelsystem im Vergleiche zu den oberirdischen Vegetationsorganen stark entwickelt, oder es kehrt sich in zahllosen Uebergängen dieses Verhältniss um. Auf der einen Seite stehen die tiefwurzelnden, auf der anderen die seichtwurzelnden Gewächse. Als Beispiele der ersteren seien Luzerner Klee und Esparsette genannt. Zu den Seichtwurzlern gehören beispielsweise Tabak und weisse Rübe.

Die Holzgewächse dringen gleichfalls in sehr verschiedenem Grade in die Tiefe des Bodens; Wachholder und Mannaesche sind Tiefwurzler, Fichte und Erle Seichtwurzler.

Es wird angegeben, dass die seitlich abgehenden Wurzeln der Bäume im Boden gerade so weit reichen, als über denselben die Laubkrone sich ausbreitet, so zwar, dass die Baumwurzeln über die Breite der Baumkrone nicht hinausreichen [58]). Tiefwurzelnde Kräuter senken ihre Hauptwurzeln bis in eine Bodentiefe, welche die Höhe der oberirdischen Organe oft um das Zwei- und Dreifache überragt. Alle tiefwurzelnden Gewächse stellen die geringsten Anforderungen an den Boden; sie kommen auf den sterilsten Böden vor und schliessen dieselben durch ihre Wurzelthätigkeit in viel höherem Masse auf, als die Seichtwurzler.

Es muss hier auch noch auf die Mannigfaltigkeit der Functionen hingewiesen werden, welche die Wurzeln im Wege der Anpassung übernommen haben. In der Regel dient die Wurzel zur Befestigung der Pflanze im Boden und zur Aufnahme des Wassers und der Bodennährstoffe. Eine Modification dieser Functionen ist

---

Hingegen gedeihen im dunstgesättigten Raume mit Blattrosetten versehene Pflanzen von *Capsella, Taraxacum,* wie überhaupt die meisten krautigen Gewächse sehr gut.

schon bei den Luftwurzeln zu bemerken, welche wohl auch zur Befestigung der Pflanzen (Aërophyten, s. oben p. 19), aber ausserdem zur Aufsaugung des atmosphärischen Condensationswassers dienen. In einzelnen Fällen übernehmen die Luftwurzeln als einziges chlorophyllführendes Organ sogar die Kohlensäure-Assimilation. So bei terilen Exemplaren von *Angraecum funale*[59]). Die oberirdischen Wurzeln von *Rhizophora Mangle*, *Ficus indica* und *Benjamina*, *Pandanus* etc. dienen diesen Bäumen als Stütze (Stützwurzeln). Die Stützwurzeln von *Rhizophora Mangle* gehen nicht, wie früher häufig angegeben wurde (vergl. oben p. 45) von dem Samen, sondern als Adventivwurzeln vom Hauptstamme und von den Aesten des Baumes aus. Die Luftwurzeln des Hauptstammes divergiren nach unten, sie breiten sich wie die Strahlen eines Regenschirmes aus und dringen in den schlammigen Boden ein, auf welchem der Mangrovebaum steht. Hingegen gehen sie an den Seitenzweigen vertical in den Boden hinab. Ohne diese Stützwurzeln würden diese Bäume im Boden nicht den genügenden Halt finden[60]). *Ficus indica* und *Benjamina* bilden waldartige Riesenbäume, welche nur durch die von den Aesten herabgehenden Stützwurzeln sich erhalten können (s. Fig. 1).

Es sei hier schliesslich noch der Fähigkeit der Wurzeln, sich zusammenzuziehen, gedacht, durch welche sie auf die Lage der oberirdischen Organe vielfach einen massgebenden Einfluss ausüben.

So werden die Terminalknospen der Brombeerarten, namentlich der mit horizontal kriechenden Trieben versehenen, in den Boden hinabgezogen, verharren in dieser geschützten Lage während des Winters und treiben im Frühlinge aus. Die Verbindung mit der Mutterpflanze bleibt eine Zeit lang erhalten, wird aber später wieder gelöst, so dass auf diese Weise sich die Brombeerstöcke vermehren. Die Versenkung der Terminalknospen kommt dadurch zustande, dass dieselben sich an der Bodenseite bewurzeln; die Wurzeln dringen tief in den Boden ein und verkürzen sich später. Da nun die Befestigung der Wurzeln durch die Wurzelhaare in der Nähe der Spitze stattfindet, so muss die Zusammenziehung dieser Organe die Versenkung der bewurzelten Endknospen zur Folge haben. Auch das Eindringen der Stengelbasis des Klees in den Boden („Einkriechen des Klees“), die tiefe Lage der grundständigen Blattrosetten bei Umbelliferen, Compositen ist auf die

Verkürzung der Wurzeln zurückzuführen (s. auch Bd. II, p. 38 und 85). Auch an anderen Pflanzen ist ein Einkriechen beobachtet worden [61]).

VII. Capitel.

Blühen und Fruchten.

Dem Vegetiren folgt in der Regel das Blühen. Auf Ausnahmen von dieser Regel, nämlich auf gleichzeitige Laub- und Blüthenentwicklung, ist schon oben hingewiesen worden, desgleichen auf die der Laubbildung voraneilende Blüthenbildung (p. 39).

Strenge genommen ist aber das Blühen, wie in der Physiologie auseinandergesetzt wurde, eine Folge der Thätigkeit der grünen Vegetationsorgane, weil nur diese jene plastischen Stoffe erzeugen können, welche zur Blüthenbildung erforderlich sind. Wenn bei uns im ersten Frühlinge *Cornus mas* vor der Belaubung blüht, oder in Unteritalien die bei uns erst im belaubten Zustande blühende *Robinia pseudoacacia* aus den nackten Zweigen ihre Blüthen hervortreibt [62]), so sind es doch die in der vorhergegangenen Vegetationsepoche in den grünen Blättern gebildeten plastischen, während der Vegetationsruhe im Stamme deponirt gewesenen Stoffe, die das Material zur Blüthenbildung abgeben. Ja die im Frühlinge hervorsprossenden Blüthen von Bäumen, Sträuchern, Knollengewächsen und Stauden sind im Spätherbste

Fig. 11.

Ein *Astragalus*-Spross, zwischen dessen Blättern (*b*) aus der Rinde des Stammes die Blüthen (*B*) des Schmarotzers *Pilostyles Hausknechtii* hervorgebrochen sind. Der mycelartige Vegetationskörper des Pilzes liegt in der Nährpflanze versteckt (s. Fig. 12).

schon vollständig angelegt, wie eine im October aufgebrochene Tragknospe der Rosskastanie oder eine aus der Erde gegrabene Frühlings-*Orchis* oder *Arum*-Pflanze lehrt.

Eine sehr begreifliche Ausnahme von dieser Regel machen die echten Schmarotzerpflanzen, welche der Vegetationsorgane desto weniger bedürfen, je vollständiger sie sich als Parasiten ausgebildet haben. Unsere gemeine Leimmistel, *Viscum album*, bildet allerdings noch reichlich grünes Laub, aber die Wachholdermistel, *Viscum oxycedrus*, hat ihre Blätter schon zu Schuppen reducirt, desgleichen die Orobanchen. *Pilostyles Hausknechtii* (Fig. 11 und 12) erzeugt aber gar nur ein mycelartiges, in den Geweben der Wirthpflanze verborgenes Vegetationsorgan, und von der ganzen Pflanze tritt nur die Blüthe an's Licht. Aehnlich so verhalten sich viele Schmarotzer der warmen und heissen Länder: *Balanophora*, *Rafflesia*, *Cytinus* u. a. (s. Bd. II, p. 304 ffd). Diese vollkommenen Parasiten lassen das Geschäft der Stoffbildung von den grünen Wirthpflanzen besorgen.

Fig. 12.

Schwach vergrössert. Querschnitt durch den Blattgrund von *Astragalus leiocladus*, in welchem zwei junge Pflanzen von *Pylostyles Hausknechtii Solms* wuchern. Parasit hell, die Theile der Nährpflanze dunkel gehalten. *T* der parasitische Thallus, aus welchem die Blüthe hervorgeht. (Nach Solms-Laubach.)

Das Blühen findet im Leben einer Pflanze entweder nur einmal, oder mehrmals statt. Darnach unterschieden wir oben (p. 22) monokarpe und polykarpe Gewächse. Bei monokarpen Pflanzen liegt zwischen Keimen und Blühen entweder eine continuirliche Epoche des Vegetirens, welche je nach der Pflanzenart Wochen, Monate, ja selbst Jahre dauern kann oder eine durch Sommer- oder Winterruhe ein- oder mehrmals unterbrochene Vegetationsepoche, wofür namentlich die Biennen ein einfaches und anschauliches Beispiel abgeben.

Die polykarpen Gewächse blühen entweder jährlich, oder nach längeren Zeiträumen. Die Stauden kommen wohl alljährlich zum Blühen, allein bei Holzgewächsen ist dies durchaus nicht

Regel. Alljährlich blühen unter den Nadelhölzern *Taxus* und *Juniperus*, unter den Laubhölzern Kornelkirsche, Kirsche, Ahorn, Rosskastanie, Weiden, Silberpappeln u. a. In mehr oder minder langen Zeitintervallen blühen unter den Nadelhölzern Tanne und Föhre, unter den Laubhölzern Buche, Eiche und Nuss. Je nach dem Standorte blühen die Tannen in Zeiträumen von zwei bis acht, Buchen und Eichen in Intervallen von vier bis sechs Jahren.

Dass unter andauernd günstigen Vegetationsbedingungen Holzgewächse auch das ganze Jahr hindurch blühen können, wurde schon oben (p. 39) erwähnt. Das Blühen der Holzgewächse („Samenfähigkeit") beginnt oft sehr spät. So bei *Quercus pedunculata* vom 60. bis 80. Lebensjahre an, bei Föhre und Fichte zwischen dem 30. und 40. Jahre, bei der Tanne häufig erst im 60., bei der Zitterpappel oft schon im 20. Jahre; übrigens hängt der Eintritt der Blüthe nicht nur von der Art des Baumes, sondern selbst bei derselben Baumart auch von den äusseren Vegetationsbedingungen ab.

Es ist allerdings heute völlig dunkel, welche inneren Vorgänge dahinführen, dass ein Vegetationspunkt zur Blüthe sich umgestaltet; allein es ist doch sichergestellt, dass äussere Bedingungen den Eintritt des Blühens beschleunigen oder verzögern können. Trockener, sonniger Standort befördert das Blühen, feuchter Boden und feuchte Luft bei mässiger Wärme fördern die Ausbildung der Vegetationsorgane. Den betreffenden, schon oben (p. 51) angeführten Beispielen seien noch folgende, auf Holzgewächse sich beziehende angereiht. Auf sonnigem, trockenem Standort beginnt die Föhre schon oft vor dem 10. Jahre, die Zitterpappel vor dem 20. Jahre zu blühen. Freistehende, also gut belichtete Buchen blühen schon nach 40, im Waldschluss stehende erst nach 60 Jahren. Rosskastanie, an sonnigen Orten mit trockenem Untergrunde, blühen nicht selten zweimal im Jahre. Ausnahmsweise kommt es vor, dass in Samenbeeten Eichen und Götterbäume im ersten bis dritten Lebensjahre zum Blühen kommen, dann aber bald absterben [63]).

Ein sehr auffälliges Beispiel des Einflusses trockener Wärme auf das Blühen bieten uns Epheu und Buche dar. Bei uns in Wäldern so ausserordentlich verbreitet, findet sich der Epheu daselbst nur blüthenlos vor, und nur wo er an trockenen, sonnigen Standorten, Felsen, Mauerwänden, der Sonnenhitze stark ausgesetzt ist, entwickelt er seine, durch eigenartige Blattbildung ausgezeichneten

Blüthensprosse. Buchen, welche in der Nähe der Meeresküsten wachsen, also der vollen Wirkung des Seeklimas ausgesetzt sind, blühen seltener und weniger reichlich, als die im viel trockeneren Klima des Binnenlandes vorkommenden.

In manchen Fällen unterscheiden sich die ersten Blüthen perennirender Pflanzen von den späteren. So bringen *Corylus Avellana*, *Quercus rubra*, *Juglans regia* anfangs häufig nur weibliche Blüthen hervor. Die Samen junger Bäume sollen häufig nicht keimfähig sein. Die ersten, im Frühlinge und die im Spätherbste gebildeten Blüthenköpfe von *Taraxacum officinale* erzeugen Samen von geringerem Keimpercente, als später entwickelte etc.

Die Theile der Blüthe dauern, ihrer Function entsprechend, verschieden lange aus. Es ist begreiflich, dass gerade das Gynäceum entwicklungsfähig bleiben muss, während die anderen Blüthentheile: Perianth und Andröceum, schon functionslos geworden sind und absterben. Hat die Krone ihre Function als schützende Hülle oder als „Schauapparat" zur Anlockung von Insecten erfüllt, so wird sie abgeworfen oder vertrocknet. Desgleichen die Stauborgane. Doch wird auch in manchen Fällen das Perianth zu anderen, der Fruchtbildung dienenden Functionen herangezogen und dauert aus, wie bei den Pomaceen der Kelch, bei der Maulbeere das Perigon. In ersterem Falle nimmt der Kelch an der Fruchtbildung Antheil, in letzterem wird das Perigon zum fleischigen Theile der Scheinfrucht. Es sei hier auch an den bleibenden Kelch von *Physalis Alkekenghi*, an den zur Federkrone umgewandelten, als Flugapparat dienenden Kelch der Compositen, der später noch bei Besprechung der Verbreitungsmittel näher in's Auge gefasst werden soll, endlich an die Cupula der Cupuliferen (Bd. II, p. 173 und 256) erinnert, bei welchen Hochblätter in die Scheinfruchtbildung eintreten.

Dass Entwicklung und Dauer der Blüthentheile oft durch Correlationsverhältnisse beherrscht werden, geht aus vielen Erfahrungen hervor. Das durch die Befruchtung eingeleitete plötzliche Wachsthum des Fruchtknotens leitet das Abfallen oder das Absterben der übrigen Blüthentheile ein, sistirt auch in manchen Fällen das Wachsthum dieser Theile oder ruft die Weiterentwicklung des Kelches hervor etc. Die Perianthe unfruchtbarer Blüthen bleiben auffallend lange erhalten, was unter Anderem viele Artbastarde und infolge Füllung der Blume unfruchtbar gewordene Pflanzen zeigen.

Vielfache Anpassungen geben sich im Oeffnen und Schliessen der Blüthen zu erkennen. Die Ursache der das Oeffnen und Schliessen hervorrufenden Bewegung ist eine sehr verschiedene, entweder Wachsthum (hyponastisches, welches zum Schliessen, epinastisches, welches zum Oeffnen führt) oder Wärme- und Lichtwirkungen, endlich Transspirationsverhältnisse.

Die Wärme wirkt dabei entweder durch Begünstigung des Wachsthums oder der Transspiration, das Licht durch die Einleitung von heliotropischen Bewegungen, unter Umständen gleichfalls durch Förderung der Transspiration der Perianththeile. Bei der Schliessbewegung der Blüthen kann auch negativer Geotropismus mitwirken [64]).

Sehr merkwürdig ist das Oeffnen vieler Blüthen und Blüthenköpfe infolge Transspiration des tiefer stehenden Laubes, wodurch denselben Wasser entzogen wird, so dass sie gerade zur Zeit der stärksten Transspiration, in der Wärme und bei kräftiger Beleuchtung sich öffnen, hingegen zur Zeit der grössten Turgescenz, also bei feuchtem, trübem, besonders nassem Wetter sich schliessen [65]).

Das Zusammenwirken mehrerer verschiedenartiger physikalischer Kräfte zur Erreichung eines einheitlichen Effectes, der Oeffnungsbewegung der Blüthen und Blüthenköpfe, liefert ein sehr anschauliches Bild von dem in der Einleitung dargelegten Gesetze von der mechanischen Coïncidenz im Organismus.

Das Zustandekommen des Oeffnens und Schliessens der Blüthen und Blüthenköpfe bildet in manchen Fällen einen sehr complicirten Vorgang, wie folgende zwei Beispiele lehren mögen. So lange die Perigontheile von *Colchicum autumnale* wachsen, wird durch Zusammenwirken von Epinastie, positivem und negativem Heliotropismus, unter Umständen auch durch directe Transspiration die Oeffnungs-, durch Hyponastie und (bei Ausschluss von Licht) durch negativen Geotropismus die Schliessungsbewegung hervorgebracht. Bei der ausgewachsenen Blüthe führt der durch Transspiration hervorgerufene Wasserverlust zur Oeffnung, so dass unter ungünstigen, während des Wachsens des Perigons stattfindenden Umständen die Blüthe schliesslich doch geöffnet wird. Die Oeffnungsbewegung der ausgewachsenen Blüthe kann dann selbst bei einfallendem Regen nicht mehr rückgängig gemacht werden [66]). Bei den Blüthenköpfen vieler Compositen wird der äussere Hüllkelch durch Epinastie, der innere hingegen passiv

durch die Entfaltung der Blüthen geöffnet. Durch Hyponastie des äusseren Kelches kann wieder Schluss der Blüthe erfolgen. Zur Zeit der Fruchtreife wächst dann häufig der anfangs flache Blüthenboden zu einem halbkugelförmigen Körper heran, wodurch schliesslich das Oeffnen des mit reifenden Früchten versehenen Köpfchens herbeigeführt wird. Sehr schön ist dieser complicirte Vorgang bei *Taraxacum officinale* zu beobachten [67]).

Die Mannigfaltigkeit der Verursachung des Oeffnens und Schliessens der Blüthen bringt es mit sich, dass die Blüthen verschiedener Pflanzen nicht nur bei bestimmtem Wetter, sondern auch zu bestimmten Zeiten des Tages oder auch der Nacht („Tagblumen“, „Nachtblumen“) sich öffnen, beziehungsweise schliessen. Durch das zu bestimmten Zeiten des Tages oder der Nacht erfolgende Oeffnen der Blüthen und Blüthenköpfe ist der Pflanze ein wichtiges Mittel zur Anpassung an den Besuch bestimmter Insecten gegeben, und durch das in gewissen Zeiten erfolgende Schliessen derselben können den Befruchtungsvorgang störende Insecten und mancherlei andere schädigende Einflüsse abgewehrt werden, worüber in einem später folgenden Abschnitt noch eingehend abgehandelt werden wird.

Die Blüthen der meisten Pflanzen sind während der ganzen Zeit der Geschlechtsreife, und auch noch länger geöffnet. Manche Blüthen bleiben hingegen geschlossen (maskirte Blüthen, z. B. von *Antirrhinum majus*), sind aber dennoch befruchtenden Insecten zugänglich. Blüthen, welche im geschlossenen Zustande dem Insectenbesuche nicht zugänglich sind (kleistogame Blüthen) sind auf Selbstbefruchtung angewiesen.

Es ist schon des grossen Einflusses gedacht worden, den das Licht auf die Anlage der Blüthen ausübt. Dieser Einfluss ist allerdings nur ein mittelbarer, dennoch entfalten sich die Blüthen in der Regel nur im Lichte und an freier Luft, und wir sehen selbst bei Wasserpflanzen mit submersen Vegetationsorganen die Blüthen gewöhnlich über den Wasserspiegel sich erheben. Die ausserordentliche Anpassungsfähigkeit der Pflanzen an die äusseren Vegetationsbedingungen zeigt sich nun darin, dass auch Pflanzen existiren, welche ihre Blüthen und Früchte im Boden auszubilden vermögen. Zumeist sind dies Gewächse, welche einen Theil der Blüthen oberirdisch, den anderen unterirdisch entwickeln, und dementsprechend theils oberirdische, theils unterirdische Früchte hervorbringen. Wir haben dieselben bereits

als amphikarpe Gewächse kennen gelernt. Es wurden bereits zahlreiche derartige Pflanzen aufgefunden. Am bekanntesten sind *Vicia amphicarpa L.* (= *Vicia angustifolia Reich. var. amphicarpa*) und *Lathyrus amphicarpus L.* (= *Lathyrus sativus L. var. amphicarpus*), Pflanzen, welche schon vor Linné beschrieben waren [68]), ferner *Cardamine chenopodifolia Juss.* in Brasilien, *Polygala polygama Hooker* in Nordamerika, *Scrophularia arguta H. K.* auf den canarischen Inseln. Es sei hier gleich bemerkt, dass die Blüthen mancher Pflanzen sich in den Boden einbohren und unterirdisch ihre Früchte zur Reife bringen. So beispielsweise

Fig. 13.

A unterer Theil von *Vicia amphicarpa L.* (= *Vicia angustifolia Reich.*) mit unterirdischen, kleistogamen Blüthen *kk*; *B C* mehrfach vergrösserte kleistogame Blüthen. *D* einsamige, unterirdisch gereifte Frucht. (*A* bis *C* nach Ascherson.)

die in den Tropen stark gebaute Erdnuss (*Arachis hypogaea*). Aus den Achseln der unteren Blätter entspringen die armblüthigen Inflorescenzen, an welchen die Blüthen mit kurzen Stielen stehen. Zwischen Kelch und Fruchtknoten entsteht nach der Befruchtung ein stark epinastisches Gynophor von 4 bis 16 *cm* Länge, das sich in den Boden einbohrt. Die Blüthen von *Trifolium subterraneum* und *Cyclamen europaeum* dringen gleichfalls in den Boden ein und bringen in der Erde die Frucht zur Reife. Unterirdische Blüthen und Früchte kommen auch bei der centralafrikanischen Aroideengattung *Stylochiton* vor. Die mit männlichen und weiblichen Blüthen versehene Blüthenaxe wird von

einer Scheide umkleidet, welche nur mit einem kleinen Spitzchen über den Boden ragt und den Eintritt von Insecten, die zur Befruchtung dieser Pflanze erforderlich sind, vermittelt [69]).

Das Auftreten von ober- und unterirdischen Früchten an ein und derselben Pflanze, von welchen die letzteren im Vergleiche zu den ersteren gewöhnlich viel schwächer ausgebildet sind, ist nur ein specieller Fall einer häufiger auftretenden Erscheinung, der Heterokarpie (Lubbock) [70]), welche in der verschiedenartigen Ausbildung der Früchte einer Pflanze oder eines Pflanzenstockes besteht. Ein interessantes Beispiel für Heterokarpie bietet uns *Calendula officinalis* dar. Sie bildet leichte, durch ihre Form zur Fortbewegung in der Luft befähigte, hakenlose Früchte („Windfrüchte“), ferner Früchte, welche mit Haken besetzt sind und durch Anheftung an verschiedene Objecte verbreitet werden können („Hakenfrüchte“), endlich Früchte, welche die in einem später folgenden Capitel zu erörternde Erscheinung „Mimicry“ darbieten, indem sie den Raupen von Kleinschmetterlingen täuschend ähnlich sind.

Die Fruchtbildung wird in der Regel durch trockenen, sonnigen Stand begünstigt. Während beispielsweise die Blüthenköpfe von *Taraxacum officinale* auf trockenem, sonnigem Standort nur 7 bis 11 Tage zum Ausreifen der Früchte benöthigen, ist in feuchter, tiefschattiger Lage hiezu ein Zeitraum von 20 bis 27 Tagen erforderlich. *Senecio vulgaris* reift in der Sonne auf dürrem Boden seine Früchtchen schon in drei Tagen aus, auf schattigen Standorten aber erst nach 5 bis 10 Tagen. Im absolut feuchten Raume reift diese Pflanze ihre Früchte gar nicht aus; die Blüthenköpfe erhalten sich lange, gehen aber zu Grunde, bevor die Fruchtbildung eingetreten ist. Die auf sonnigen Standorten gereiften Früchtchen keimen nach 20 Stunden, die auf schattigen Stellen gereiften nach drei bis vier Tagen [71]). Die grosse Anpassungsfähigkeit der Pflanzen an den Standort äussert sich auch darin, dass Wasserpflanzen gewöhnlich ihre Früchte unter Wasser ausbilden. Doch kommen auch Ausnahmen vor, z. B. *Utricularia*.

Die Zeit, welche zwischen dem Blühen und der Fruchtreife verfliesst, ist bei verschiedenen Pflanzen sehr ungleich, lässt aber eine gewisse Abhängigkeit von der Lebensdauer nicht verkennen; ephemere und annuelle Pflanzen müssen wegen kurzer Dauer des ganzen Organismus ihre Früchte begreiflicherweise in kürzester Frist zur Reife bringen. Biennen Pflanzen ist häufig

ein grösserer Spielraum zur Fruchtreife gegönnt. Die meisten Holzgewächse benöthigen viele Wochen, ja mehrere Monate, *Pinus* und *Juniperus* sogar zwei Vegetationsepochen zur Fruchtreife.

Beginnt das Blühen vor der Belaubung, so tritt selbstverständlich eine relative Verzögerung der Fruchtreife ein; in manchen Fällen (z. B. bei *Colchicum autumnale*) fällt aus diesem Grunde und auch wegen des späten Erscheinens der Blüthen die Ausbildung der Früchte erst in die dem Blühen folgende Vegetationsepoche.

Tritt in einem Jahre reiche Fruchtbildung ein, so wird dadurch die Holzbildung eingeschränkt, offenbar deshalb, weil die von den Blättern erzeugten plastischen Stoffe hauptsächlich zur Frucht- und Samenbildung verbraucht wurden. Die mit der verminderten Holzbildung im Zusammenhange stehende verminderte Erzeugung von Reservestoffen äussert sich in der nächsten Vegetationsepoche in der Regel in einem verminderten Blühen und Fruchten oder in dem vollständigen Ausbleiben der Blüthen.

VIII. Capitel.

Ruheperioden und Ablösungserscheinungen.

Ruheperioden. Die Vegetationsprocesse werden häufig durch Perioden der Ruhe unterbrochen. Dieses Verhalten gibt sich entweder in den Lebenserscheinungen der ganzen Pflanze oder bestimmter Theile, namentlich der zur Fortpflanzung bestimmten Organe: Sporen, Samen, Knollen, Knospen etc., zu erkennen.

Diese Ruhepausen sind entweder zufällige und ohne Einfluss auf die weitere Entwicklung, oder sie treten mit Nothwendigkeit ein und bilden dann ein unbedingtes Erforderniss der Weiterentwicklung. Die Hefe sprosst unter günstigen Ernährungsverhältnissen ohne Ende weiter. Der nöthigen Wassermenge entbehrend, geht sie in einen Ruhezustand über, welcher aber auf ihre spätere Entwicklung ohne Einfluss ist. Aehnlich so verhält sich jede ephemere Pflanze. Ihre Samen, beziehungsweise Sporen sind sofort nach der Reife keimfähig, erzeugen junge Pflänzchen, welche ohne Unterbrechung keimen, grünen, blühen und fruchten und noch in derselben Vegetationsepoche gleich nach der Sporen- oder Samenreife den Kreislauf ihres Lebens wieder aufzunehmen be-

fähigt sind. So verhält sich beispielsweise *Penicillium glaucum* und *Stellaria media.* Typisch zweijährige Gewächse benöthigen hingegen der Winterruhe. Intermediär verhält sich *Centaurea Cyanus*, überhaupt alle Pflanzen, welche sowohl ein-, als zweijährig auftreten. Keimen sie im Frühlinge, so entwickeln sie sich ohne Unterbrechung bis zur Sommerreife weiter; erfolgt ihr Keimen im Vorjahre, so unterliegen sie allerdings einer Ruheperiode, welche aber für die weitere Entwicklung nicht erforderlich ist.

Die Holzgewächse der kälteren und gemässigten Klimate unterliegen häufig einer winterlichen Ruheperiode, sie sind sommergrün. Diese Ruheperiode wurde zweifellos durch äussere Verhältnisse hervorgerufen; durch Erblichkeit mehr oder minder befestigt, kann dieselbe in der Regel durch Aenderung der äusseren Verhältnisse nicht sofort aufgehoben werden. Oft lässt sich unter geänderten Bedingungen selbst im Verlaufe vieler Generationen die Ruheperiode nicht beseitigen. Die Zähigkeit, mit welcher die Pflanzen an dieser im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung erworbene Ruheperiode festhalten, hat verschiedene Grade. Kirsche und Rothbuche sind bei uns sommergrün. Während aber die erstere in Gegenden, wo die günstigsten Vegetationsbedingungen das ganze Jahr hindurch vorhanden sind, immergrün wird und das ganze Jahr hindurch vegetirt, ruht die letztere im entlaubten Zustande eine Zeit hindurch auch unter diesen Verhältnissen. Auf Ceylon ist die Kirsche das ganze Jahr belaubt, auf Madeira die Buche im Winter wie bei uns entlaubt. Dass bei unseren sommergrünen Gewächsen die Periode der Ruhe nicht einfach die Folge des Mangels der zum Gedeihen erforderlichen Vegetationsbedingungen ist, sondern eine nothwendige Ruheperiode, in welcher diese Gewächse der Fähigkeit zur Weiterentwicklung beraubt sind, zeigt sich auch darin, dass im Anfange des Winters abgeschnittene Sprosse derselben, welche man in der Wärme in's Wasser stellt, erst nach Monaten sich belauben oder blühen.

So wie die Winterkälte, so kann auch die Sommerhitze einen Zustand der Vegetationsruhe hervorrufen. Es gibt Bäume, welche eine Sommerruheperiode aufweisen, andere, welche jährlich einer doppelten Ruheperiode, einer Sommer- und einer Winterruhe, unterliegen *).

---

*) Ueber die Verhältnisse der Entlaubung folgen im nächsten Paragraphen nähere Daten.

Viele Reproductionsorgane befinden sich bei Eintritt der Reife in einem ähnlichen Zustande wie die früher genannten Sprosse der sommergrünen Holzgewächse zur Zeit der Winterruhe. So z. B. die Samen von *Viscum album*, die Kartoffelknollen, die gemeine Zwiebel u. s. w., die alle erst lange nach der Reife in das Stadium der Keim-, beziehungsweise Triebfähigkeit übergehen. Also auch diesen Organen kommt eine Ruheperiode zu, deren Ursachen aber noch unaufgeklärt sind. Es liegt die Annahme sehr nahe, dass auch diese Ruheperiode durch äussere Verhältnisse, ähnlich wie die Winterruhe der Holzgewächse, veranlasst wurde und erblich festgehalten wird.

Auf dieser Ruheperiode beruht der Unterschied zwischen annuellen und echten biennen Gewächsen. Während nämlich die sich aussäenden Samen der letzteren sofort oder bald, nämlich noch in derjenigen Vegetationsperiode, in welcher sie zur Reife gelangen, aufkeimen, verharren die Samen der ersteren bis zum nächsten Frühling oder Sommer in Ruhe. Wie schon oben (p. 41) auseinandergesetzt wurde, beruht das Nichtaufkeimen der Annuellen nach der Samenreife entweder in dem Umstande, dass die reif gewordenen Samen noch nicht keimfähig sind, oder im Keimverzuge. Bei rasch sich entwickelnden annuellen Frühlingspflanzen dauert die Zeit der Samenreife nahezu ein Jahr. Das Zustandekommen der ephemeren Gewächse ist einerseits in ihrer kurzen Entwicklungsepoche, andererseits aber auch in dem Umstande begründet, dass ihre Samen keiner Ruheperiode bedürfen.

Die Holzgewächse sind zur Zeit der Vegetationsruhe entweder entblättert (sommergrüne Gewächse), oder belaubt (immergrüne Gewächse). Vor der Entlaubung treten die Reservestoffe aus den Blättern in den Stamm über, und auch die zur Ernährung erforderlichen Mineralstoffe wandern mit[72]). Aber auch die Blätter der immergrünen Gewächse erfahren häufig schon knapp vor Eintritt der Ruheperiode eine Veränderung: auch aus ihnen verschwindet die Stärke, scheint aber nicht in den Stamm zu wandern, sondern im Blatte in eine andere Reservesubstanz umgewandelt zu werden[73]).

Unter Umständen beherrscht die Ruheperiode blos gewisse Organe einer Pflanze, während andere functioniren. So wachsen z. B. die Wurzeln unserer Holzgewächse auch im Winter weiter (Dowe), während die oberirdischen Theile völlig ruhen; auch dürften auf den Alpen oder im hohen Norden wachsende Holz-

pflanzen, die bekanntlich infolge der günstigen Wärmezustände des Bodens stark verlängerte Wurzeln, hingegen nur relativ kurze Stämme bilden, häufig ähnlichen Verhältnissen unterliegen.

Es sind in neuerer Zeit Versuche zur physiologischen Erklärung der Ruheperioden unternommen worden. Speciell wurde experimentell geprüft, wieso es komme, dass die Kartoffel erst nach längerer Ruheperiode zu treiben beginnt. Es wurde constatirt, dass die zur Zeit der Ernte in den Knollen der Kartoffel vorhandene Menge des reducirenden Zuckers für die Entwicklung der Knospen nicht ausreicht. Während der Winterruhe wird dieser Zucker nach und nach gebildet und bleibt wegen der sehr geringen zu dieser Zeit stattfindenden Athmung zum grössten Theil erhalten. Ist genügend Zucker aus Stärke gebildet, so können die Kartoffel austreiben, was gewöhnlich Ende Jänner oder Anfangs Februar eintritt. Man kann auch durch niedere Temperatur die Ruheperiode verkürzen. Es wurden Frühkartoffeln am 1. Juli geerntet und sodann durch 24 Stunden im Eiskeller bei einer Temperatur von Null belassen. Bei dieser Temperatur entsteht aus der Stärke noch reichlich Zucker, es wird aber bei dieser Temperatur nur wenig Zucker verathmet. Auf diese Weise gelang es, schon Anfangs November eine neue Kartoffelernte zu erzielen [74]).

Auch die gesammte Vegetationsdecke eines bestimmten Gebietes weist häufig Perioden der Ruhe auf, welche allerdings stets durch die äusseren Verhältnisse veranlasst sind, aber durch Erblichkeit mehr oder minder fixirt erscheinen, so dass sie durch künstliche Herbeiführung günstiger Vegetationsbedingungen nicht oder nur unvollständig aufgehoben werden können.

Am häufigsten stellt sich ein jährlicher Wechsel von Vegetationszeit (Vegetationsperiode) und Ruhezeit ein, welch' letztere wieder in der Regel, wie bei uns, in den Winter fällt. In manchen Ländern wechseln zwei Vegetationsperioden mit zwei Ruheperioden ab, von denen die eine durch Winterkälte, die andere durch Sommerdürre unterbrochen wird. In den feuchtheissen Tropengebieten erhält sich die Pflanzendecke während des ganzen Jahres lebend. Aber auch hier, wie in allen Gebieten mit länger andauernder Vegetationsperiode, ist die Zeit des Blühens und Fruchtens der verschiedenen Gewächse an verschiedene Jahreszeiten gebunden *).

---

*) Näheres über die Vegetationsperiode folgt in dem der allgemeinen Pflanzengeographie gewidmeten Abschnitt.

Ablösung von Organen. Laubfall. Manche Organe lösen sich im lebenden, andere im absterbenden oder abgestorbenen Zustande vom Pflanzenkörper ab, fast immer aber in einem Stadium, in welchem dieselben für den Gesammtorganismus bedeutungslos geworden sind.

Am bekanntesten ist die Ablösung von Laubblättern bei Holzgewächsen. Es gelangen aber auch andere Blattorgane, Zweige, Zweigenden, Blüthen, Blüthentheile und Früchte zum Abfalle.

Die Laubblätter werden gewöhnlich im Herbste abgeworfen, entweder im lebenden Zustande, z. B. bei der Rosskastanie nach rasch hereinbrechendem Froste, also zu einer Zeit, in welcher die äusseren Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation zu versagen beginnen, oder, und dies ist der gewöhnliche Fall, im absterbenden Zustande. An *Quercus*-Arten kann man häufig beobachten, dass die Blätter lange nachdem sie abgestorben und eingetrocknet sind, noch am Stamme haften und nicht selten erst im nächstfolgenden Frühlinge sich ablösen. Seltener erfolgt die vollständige Ablösung des Laubes bei beginnender Sommerdürre. *Eriodendron anfractuosum*, eine Art Wollbaum, bietet zu Caracas die merkwürdige Erscheinung dar, dass die nicht blühenden Stöcke ihr Laub im Jahre zweimal wechseln[75]. Eine partielle Entlaubung infolge von Sommerdürre, namentlich nach einer längeren Regenperiode, ist eine auch bei uns häufig zu beobachtende Erscheinung. Während das Laub der sommergrünen Gewächse nur eine Vegetationsperiode dauert, erfolgt die Ablösung der Blätter bei wintergrünen Laubgewächsen (z. B. *Buxus, Mahonia*) und Nadelbäumen nach längeren Zeiträumen. Solche Blattorgane dauern 2 bis 10 Jahre aus (über das Alter der Laubblätter s. Bd. II, p. 68). Aber auch die Blätter mancher krautiger ein- und zweijähriger Gewächse lösen sich in ähnlicher Weise wie Laubblätter der Holzgewächse ab. Beispiele hiefür sind: *Euphorbia Cyparissias, Amarantus retroflexus, Urtica dioica.*

Was die Ablösung von Zweigen anlangt, so sind hier zwei Fälle zu unterscheiden: die organische Abtrennung von verholzten Trieben der Pappel und anderer Bäume („Absprünge") und das Abfallen junger Zweigspitzen. Der letztere Fall findet sich bei jenen Holzgewächsen vor, deren Triebe zu Sympodien werden, wo also eine Axillarknospe die Stelle der Terminalknospe vertritt[76]) (Fig. 14) und in der nächsten Vegetationsepoche den Spross fort-

setzt (Ulme, Linde, Hainbuche, Rothbuche, *Rhamnus*, *Robinia*, *Gleditschia* u. v. a). Manchmal erfolgt aber bei diesen Gewächsen eine totale Verkümmerung des Gipfeltriebes (Linde).

Ablösung von Blüthentheilen ist eine weitverbreitete, wohlbekannte Erscheinung. Es sei hier an die Abtrennung der Kelchblätter des Mohns und des Schöllkrautes, an die so häufig vorkommende Lostrennung von Blumenkronen erinnert. Kelchblätter bleiben aber häufig erhalten oder werden erst nach erfolgter Eintrocknung abgestossen. Während die Kronen vieler Blüthen (*Salvia*, *Prunus*, *Papaver*, *Pulmonaria* etc.) im frischen Zustande abgelöst werden, gewöhnlich nachdem die Befruchtung schon vollzogen ist, trocknen die Corollen anderer Gewächse ein und werden erst während oder gar erst nach erfolgter Fruchtbildung abgestossen (*Trifolium*, *Viola*, *Sonchus* etc.). Häufig beobachtet man die organische Ablösung unbefruchteter Blüthen.

Fig. 14.

Zwei zu sympodialer Weiterentwicklung vorbereitete, Mitte Juli gesammelte Sprossenden der Ulme. *t* verkümmerter Terminaltrieb, von welchem blos das basale Ende *x* am Stamme zurückbleibt. *aa* Axillarknospen der abgebildeten Blätter, welche die Stelle der Terminalknospen annehmen und bestimmt sind, in der nächsten Vegetationsepoche den Spross fortzusetzen.

Bisher wurde nur solcher Organe gedacht, welche sich erst dann von der Pflanze loslösen, nachdem sie functionslos oder für den Weiterbestand des Organismus bedeutungslos geworden sind. Es sollen nun jene Pflanzentheile erwähnt werden, welche nach der Ablösung eine neue Function beginnen. Hieher gehören die später bei Besprechung der Wassergewächse noch näher zu schildernden Winterknospen (Hibernakeln) dieser Pflanzen, die Brut-

knospen (z. B. von *Lilium bulbiferum*, *Dentaria bulbifera* etc.), welche sich gleich den Hibernakeln organisch ablösen und später zur Entwicklung kommen, die männlichen Blüthen von *Vallisneria spiralis*, die sich von der Pflanze abtrennen und so auf die Oberfläche des Wassers gelangen, wo sie, ihren Pollen entleerend, die weiblichen Blüthen befruchten. Die Ablösung der Samen und Früchte scheint in vielen Fällen ein organischer, in anderen ein einfacher mechanischer Lostrennungsprocess zu sein. Genauere Untersuchungen hierüber stehen noch aus, doch ist bekannt, dass bei manchen Gewächsen, z. B. bei *Euphorbia*, ferner bei *Sarothamnus* und manchen anderen Papilionaceen, die Ablösung der Samen unter Mitwirkung einer sogenannten Karunkel (eines Arillus) erfolgt[77].

Die Ursache der organischen Ablösung der genannten Pflanzentheile ist eine verschiedene, entweder eine äussere oder eine innere. Die ausgebildeten Blätter unserer Laubbäume lösen sich los, wenn die Sprosse in den absolut feuchten Raum gebracht werden. Die unterdrückte Transspiration führt hier zur Lostrennung. Hingegen erfolgt die Ablösung der männlichen Blüthen von *Vallisneria spiralis* ohne jeden sichtlichen äusseren Anlass.

Fig. 15.

Vergr. 5. Reifer Samen von *Sarothamnus scoparius*. *s* eigentlicher Same, *c* *Caruncula (Arillus)*, an welcher die Ablösung des Samens erfolgt. (Nach Bachmann.)

In erster Linie wird die Herabsetzung der Transspiration zur Ursache der Ablösung, z. B. bei Laubblättern, Blumenkronen. Dieses Moment bedingt auch vor Allem den bekanntesten aller Ablösungsprocesse, den herbstlichen Laubfall[78]. Es wird somit begreiflich, dass alle Gewächse mit schwacher Transspiration, z. B. die wintergrünen Nadelbäume, sehr langsam und träge ihr Laub erneuern.

Störende Einwirkungen, Verletzungen, lange andauernde Trockenheit etc. begünstigen gleichfalls die Entlaubung. Schneidet man beispielsweise die Blattspreiten ab, so lösen sich die am Stamme zurückgebliebenen Blattstiele früher als die unverletzten Blätter ab. Lässt man eine Azalea lange trocken stehen, so verliert sie, reichlich begossen, rasch ihr Laub[79]. Die plötzliche Steigerung des Turgors der die später zu betrachtende Trennungsschichte zusammensetzenden Zellen führt hier zur Ablösung. Auch stagnirende Bodennässe, Lichtmangel und anderweitige Störungen rufen Entblätterung oder überhaupt Ablösung von Organen häufig hervor[80].

Damit periodischer Laubfall eintreten könne, sind nicht nur bestimmte äussere Bedingungen erforderlich, sondern es muss die Structur und Organisation der Pflanze auch die organische Ablösung der Theile vorbereiten. Wie wir gesehen haben, wirft der Kirschbaum in den Tropen das Laub nicht jährlich ab, wohl aber die Rothbuche. Eine genaue Analyse dieser Erscheinungen ist bis jetzt nicht versucht worden. Der Vergleich beider Erscheinungen lehrt aber, in welch' hohem Masse die organischen Eigenthümlichkeiten der Pflanzen beim Vorgang des Laubfalles betheiligt sind.

Was den Vorgang der Ablösung von Organen anlangt, so ist hervorzuheben, dass, abgesehen von allen zweifelhaften oder bisher noch nicht genügend untersuchten Fällen (Ablösung von Samen und Früchten), dieser Process stets ein organischer ist, ob es sich um ein lebendes, absterbendes oder todtes Organ handelt, d. h. dass stets gewisse, auf Lebensthätigkeit von Zellen beruhende Veränderungen in bestimmten Geweben der Pflanzen zur Ablösung führen, und nicht ein einfaches Abbrechen oder Abreissen. Dieser organische Process gibt sich in allen genauer untersuchten Fällen[81]) in der Bildung eines Folgemeristem zu erkennen, welches sich inmitten von Dauergeweben zu einem zarten Gewebe — der Trennungsschichte — umbildet. Innerhalb der Trennungsschichte führt entweder starker Turgor, oder ein Macerationsprocess, oder beide zur Loslösung der Zellen, welche mit glatten Wänden, ohne Rissbildung, aus dem Verbande treten.

Fig. 16.

Loupenbild. Blattstielgrund *(B B)* und Stammstück *(St)* von *Pereskia sp.* *k* Axillarknospe mit darüber stehendem Haarbüschel. In der Region des verschmälerten Blattgrundes *a b* befindet sich die Trennungsschichte. *g* Holztheil des Gefässbündels (Blattspur), *g'* ist die verschmälerte, innerhalb der Trennungsschichte gelegene Partie des Gefässtheils der Blattspur.

Es bereitet sich indess frühzeitig die Loslösung bei Blättern in bestimmter Weise vor, indem das Gefässbündel in der Region der Trennungsschichte sich verschmälert und daselbst weniger Dauerelemente (Bastzellen, Tracheiden, Gefässe) bildet[82]) oder durch eine oft höchst auffällige, während der normalen Ausbildung des Blattes eingetretene Einschnürung des Blattgrundes[83]). Häufig beruht die anatomische Ursache der Ablösung des Blattes auf dem Zusammentreffen beider hier genannten Verhältnisse (Fig. 16).

Bei der Ablösung der Blätter spielt der in der Trennungsschichte vorsichgehende Process die Hauptrolle; nebenher kann auch ein Zerreissen von Gefässen oder derberen Zellen innerhalb der Region der Trennungsschichte das Abstossen begünstigen.

IX. Capitel.

Anpassung der Pflanzen an die äusseren Vegetationsbedingungen.

Wo Pflanzen gedeihen, finden wir sie den äusseren Vegetationsbedingungen angepasst: dem Boden, dem Wasser, der Luft, überhaupt dem Medium, in welchem sie ihre Organe ausbreiten, und dem Standort, an welchem zu den Qualitäten des Bodens auch die örtlichen klimatischen Verhältnisse sich gesellen.

Wenn die Pflanze Alles reichlich findet, was zu ihrem Gedeihen erforderlich ist, so treten uns ihre Anpassungserscheinungen begreiflicherweise nicht so anschaulich entgegen, als unter Verhältnissen, wo diese Bedingungen unvollständig oder einseitig, oder nur für kurze Dauer erfüllt sind: durch augenfälligere Mittel behauptet sie dann ihre Existenz. Dieser Umstand wird die Wahl jener Pflanzenarten und Pflanzengruppen erklären, die in diesem Capitel zur Darlegung der Anpassungserscheinungen herangezogen werden.

Die drei Medien, in welchen — abgesehen von den Parasiten und Saprophyten — die Pflanzen ihre Organe ausbreiten: Luft, Wasser und Erde, sind von einander so verschieden, dass jedes Organ, welches aus dem einen in das andere kommt, seinen Charakter vollständig umgestalten, sich den neuen Verhältnissen anpassen muss, wenn es unter den geänderten Verhältnissen existenzfähig bleiben soll. Nur die ausserordentliche Anpassungsfähigkeit des pflanzlichen Organismus erklärt es, warum solche Uebergänge thatsächlich stattfinden: Bodenwurzeln zu Luftwurzeln, gewöhnliche Blüthen zu Bodenblüthen, Landpflanzen zu Wasserpflanzen werden u. s. w.

Am auffälligsten unterscheiden sich diese drei Medien durch den Aggregatzustand. Ein anderer für das Pflanzenleben höchst bedeutungsvoller Unterschied liegt in dem verschiedenen Sauerstoffgehalte. Während in der Atmosphäre constant beiläufig 21 Volumpercente Sauerstoff auftreten, beträgt die Menge des unter gewöhnlichen Umständen im Wasser absorbirten Sauerstoffes blos

zwei bis drei Percent. Auch die Bodenluft ist sauerstoffärmer als die Atmosphäre. Es muss also ein Organ, indem es, an Luft gewöhnt, dem Wasser sich anpasst oder umgekehrt, eine totale Umgestaltung der Athmungsverhältnisse erfahren. Aehnliches wird, wenn auch nicht in so ausgedehntem Masse, bei Anpassung eines Organes an den Boden erfolgen müssen. So weit geht nun die Plasticität des pflanzlichen Organismus in der Regel nicht, um eine plötzliche Aenderung des Mediums zu ertragen, und nur manche besonders umbildungsfähige Pflanzen können, und auch die zumeist nur auf dem Wege successiver Anpassung, in einer Reihe von Generationen das andere Medium zu neuer Wohnstätte gewinnen. Diese Verhältnisse erklären es, warum es in der Regel nicht gelingt, oberirdische, an die Luft gewöhnte Organe der Pflanzen submers oder selbst unterirdisch zu erziehen. Man erhält, indem man beispielsweise Landpflanzen submers erzieht, entweder abnorme, verkrüppelte Pflanzen, oder die Versuchspflanzen gehen ohne jede Weiterentwicklung rasch zu Grunde. Von nicht minderer Bedeutung bei der Anpassung an ein neues Medium ist der Umstand, dass ein Organ, welches in der Luft sich befindet, fast stets und häufig in hohem Grade transspirirt, während bei unter Wasser oder im Boden befindlichen Organen die auf die Gestaltungs- und überhaupt auf die Lebensverhältnisse so grossen Einfluss nehmende Transspiration vollständig ausgeschlossen ist. Dass auch die Unterschiede in der sonstigen stofflichen Beschaffenheit der Medien, in den Wärmeleitungs- und überhaupt Temperaturverhältnissen die Anpassung der Pflanzen und Pflanzenorgane an neue Medien erschweren müssen, leuchtet wohl auch ein.

Die Anpassungen der Pflanzenorgane an das Medium werden dann am leichtesten erkannt, wenn an einem und demselben Gewächse Organe gleichen Werthes, z. B. Laubblätter, Blüthen, Früchte, in zwei verschiedenen Medien auftreten. In dieser Beziehung liefern die amphikarpen Gewächse ausgezeichnete Beispiele. Bei diesen entwickelt sich ein Theil der Blüthen an der Luft, der andere Theil im Boden (s. oben p. 20, 65); die gemeinen Blüthen öffnen sich, die Bodenblüthen bleiben geschlossen, sie wurden kleistogam. Die kleistogamen Blüthen sind, wie wir später sehen werden, auf Eigenbefruchtung eingerichtet, die offenen (chasmogamen) der amphikarpen Gewächse hingegen in der Regel auf Insectenbefruchtung, was Unterschiede in der

Ausbildung ihrer Geschlechtsorgane bedingt, die jedoch erst in einem späteren Abschnitte erörtert werden können. Die aus den gemeinen Blüthen hervorgegangenen Früchte, z. B. bei *Lathyrus amphicarpus* und *Vicia amphicarpa*, werden grösser und enthalten mehr Samen, als die unterirdisch gereiften. Ueberhaupt bewirkt die unterirdische Ausbildung an Blättern, Blüthen und Früchten, wenigstens bei Gewächsen, welche diese Organe sonst an freier Luft ausbilden, eine Reduction. Kleistogamie ist auch dann, wenn sie oberirdisch zur Ausbildung gelangt, in der Regel auf ungünstige Vegetationsverhältnisse zurückzuführen.

Gleichfalls lehrreich sind jene Fälle, wo Wasserpflanzen ihre Blätter unter und über dem Wasser ausbreiten, oder auch Landformen bilden (amphibische Gewächse). Die Schwimmblätter von *Trapa natans* (s. Bd. II, Fig. 42) *Cabomba* (Fig. 17) und vieler anderer Wasserpflanzen sind ganz anders gestaltet als die untergetauchten und jede Blattform dem Medium genau angepasst. Manche Pflanze mit infolge der Einwirkung des Mediums ungleichblätterigem Laube variirt nach der Lebensweise, z. B. *Ranunculus aquatilis*, von welchem eine Land- und eine Wasserform (Fig. 19) bekannt ist, und die auch durch Cultur in einander übergeführt werden können. Selbst die Keimlinge der letztgenannten Pflanze unterscheiden sich von einander, je nachdem die Samen im Boden oder unter Wasser zum Keimen gebracht wurden.

Fig. 17.

Ein Zweig der Nymphaeacee: *Cabomba* mit dimorphem Laube. *b* Schwimm-, *b'* untergetauchte Blätter. (Nach Baillon.)

Die Anpassung oberirdischer Vegetationsorgane an das Wasser als Medium zeigt sich auch darin, dass das specifische

Gewicht der Organe durch Bildung von grossen Intercellularen verringert wird oder besondere lufthaltige Organe ausgebildet werden, welche ermöglichen, dass die betreffenden Pflanzen an der Wasseroberfläche schwimmen. Ein sehr augenfälliges Schwimmorgan bildet beispielsweise *Desmanthus natans Willd.* aus, eine zu den Mimosen gehörige einjährige, im tropischen Amerika lebende Süsswasserpflanze (Fig. 18). Die jüngsten Internodien sind etwas nach abwärts geneigt und tauchen unter Wasser, die hierauf folgenden, mit einer mächtigen, luftreichen, schwammigen Hülle umkleideten schwimmen an der Wasseroberfläche, die ältesten, welche diese Hülle, das Schwimmorgan, abgeworfen haben, sind gänzlich unter Wasser getaucht. Das Schwimmorgan erweist sich als ein subepidermales, aus einem eigenen Folgemeristem entstandenes, netzförmig gestaltetes Gewebe. Wenn dasselbe abgeworfen wird, so hat das Internodium das frühere Aussehen angenommen und erscheint wieder auf die früheren Querschnittsdimensionen reducirt. Das ursprüngliche (primäre) Hautgewebe wurde mittlerweile durch ein secundäres ersetzt [84]).

Fig. 18.

Natürl. Grösse. Ein schwimmender Zweig von *Desmanthus natans*. *a* ein altes Internodium, welches das an *b b'* noch vorhandene Schwimmgewebe abgeworfen hat. (Nach Rosanoff.)

Von den amphibischen Pflanzen sei noch *Polygonum amphibium* erwähnt, weil diese Pflanze mit Rücksicht auf die Anpassung der Organe an das Medium genauer studirt ist und dabei besonders auf jene anatomischen Veränderungen Rücksicht genommen wurde, welche eintreten, wenn sich die Wasserform in die Landform umwandelt und umgekehrt. Die Wasserform von *Polygonum amphibium* lebt in stagnirendem oder langsam fliessendem Wasser; sie

besitzt fluthende Blätter. Die Landform kommt auf trockenem Boden mit Heidepflanzen zugleich vor. In anatomischer Beziehung unterscheiden sich diese Formen zunächst dadurch, dass bei der Wasserform der Luftcanal der Stengel viel stärker entwickelt ist, als bei der Landform, wodurch eine Herabsetzung des mittleren specifischen Gewichtes dieser Organe bewirkt wird, welche den auf das Wasser angewiesenen Organen nur zugute kommen kann. Ferner bilden sich bei der Landform ausserhalb des Phloëms mechanische Zellen, wodurch die für diese Form erforderliche Biegungsfestigkeit der Stengel hergestellt wird. Auch entsteht infolge interfasciculärer Theilungen im Stamme der Landform ein geschlossener Holzkörper. Weitere Umgestaltungen erfährt das Hautgewebe der Landform zum Zwecke der Transspiration und Durchlüftung [85]).

Fig. 19.

Ranunculus aquatilis. Intermediäre Formen, welche theils die Blätter der Land- *(b b)*, theils die der Wasserform *(b' b')* besitzen. (Nach Askenasy.)

Wasserpflanzen. Die Anpassung der im Wasser lebenden Gewächse an dieses Medium ist eine mehr oder minder vollkommene, und dementsprechend unterscheidet man echte und unechte Hydrophyten. Die echten Hydrophyten sind durchaus auf dieses Medium angewiesen, z. B. *Elodea canadensis*, die Algen mit Ausschluss der Erdalgen (z. B. *Vaucheria terrestris*); die anderen, die unechten Hydrophyten, bilden auch Landformen, die mehr oder minder leicht, häufig schon in der nächsten Generation in die Wasserform übergehen können. Dies ist, wie wir gesehen haben, bei *Polygonum amphibium* und *Ranunculus aquaticus* der Fall. Auch die Arten der Gattung *Riccia*, *Myriophyllum* bilden Landformen. *Oenanthe Phellandrium* ist gewöhnlich Sumpfpflanze, kann aber die oberirdischen Vegetationsorgane auch submers entwickeln. Die Pflanzen der stagnirenden Gewässer sind zur Bildung von Landformen geeigneter, als die

des fliessenden Wassers, welche schon ihrer stark zugfesten Construction halber sich von den am Lande und in ruhigem Wasser lebenden anatomisch unterscheiden. — Die Hauptcharakteristika der submersen Hydrophyten sind ihre reducirten Wurzeln, welche hauptsächlich als Haftorgane fungiren, keine Wurzelhaare ausbilden und als Organe der Nahrungsaufnahme kaum mehr als die submersen Theile leisten, der flexible, zugfeste, infolge reichlich entwickelter Lufträume specifisch leichte Stengel und die kleinen oder zerschlitzten Blätter, welche in der Regel der mechanischen Elemente entbehren.

Fig. 20.

Hydrilla verticillata. *A* oberes, blüthentragendes Ende, *st* Fragment des unteren, mit Adventivwurzeln (*w*) versehenen Stammendes. *B* Laubspross mit Winterknospen. Die Wurzeln *w* haben keine Wurzelhaare.

Die schwimmenden Hydrophyten (*Lemna, Salvinia, Pistia* etc.) haben entweder keine Wurzel (*Salvinia*), sondern blos substituirende „Wurzelblätter", oder eine reducirte Wurzel, die aber hier selbstverständlich nur als Organ der Nahrungsaufnahme fungirt. Die Blätter besitzen eine geschlossene, oberseits nicht benetzbare Spreite, in deren Gefässbündeln mechanische Elemente auftreten.

Spaltöffnungen kommen nur an der oberen Oberhaut vor. Auch die Schwimmblätter der wurzelnden Hydrophyten haben den eben geschilderten Charakter.

Einige Wasserpflanzen verbringen einen Theil ihres Lebens submers, den anderen schwimmend, so z. B. *Stratiotes aloides*, deren jüngere, im Herbste entstehende Pflänzchen untergetaucht überwintern, sich Frühjahrs erheben, blühen und im Herbste zur Samenreife untertauchen. Die Sumpffeder, *Hottonia palustris*, steckt mit dem Stengel im Sumpfe, die feingeschlitzten Blätter breiten sich untergetaucht aus, und nur der Blüthenstand erhebt sich über die Wasserfläche. Diese Pflanze bleibt gewöhnlich wurzellos [86]). Unsere europäischen Utricularien sind untergetaucht schwimmende, wurzellose Gewächse *), welche nur an den Winterknospen Haftwurzeln entwickeln (an *U. intermedia* beobachtet). Die meisten

Fig. 21.

A. Junge, aus der Knolle *a* erwachsene Pflanze von *Sagittaria sagittaefolia*. *b* Scheidenblatt, *c* Ausläufer der Knolle, *e* grasartige submerse Blätter, *f* Schwimmblätter.
B. Sprossstück von *Hydrilla verticillata* mit Winterknospen *w*.
C. Zweigstück von *Utricularia minor* mit Winterknospe. (*A* und *C* nach H. Schenck.)

*) Die südamerikanische *Utricularia montana* ist Epiphyt. Sie kann auch als Landpflanze (auf Torf) gezogen werden und bildet dann Knollen. (Darwin, „insectenfressende Pflanzen", p. 388). Eine andere tropische Utricularia (*U. nelumbifolia*) lebt in den Wasserbehältern einer epiphytischen Tillandsia. Nach Gardner (Darwin, l. c., p. 397).

Algen leben festgewurzelt und submers, auch *Sargassum* und *Fucus*. Die oftgenannten flottirenden Algenmassen des „Sargassomeeres" lösen sich von den Küsten ab und werden durch die Meeresströmungen zusammengetrieben. Die ältere Angabe, dass diese Algenmassen zeitlebens unangewurzelt im Meere leben, ist unrichtig [87]). Die Sporenbildung der Algen erfolgt submers.

Wie schon früher (p. 66) erwähnt, blühen die Hydrophyten gewöhnlich über und fruchten unterhalb der Wasserfläche. Doch gibt es zahlreiche Abweichungen von dieser Regel. So kommen die männlichen Blüthen von *Vallisneria spiralis* vollständig submers zur Ausbildung, lösen sich aber später los und gelangen zu der über der Wasserfläche geöffneten weiblichen Blüthe, diese durch den ausgetretenen Pollen befruchtend. Die als Seegräser bekannten Meeresphanerogamen (aus der Familie der Najadeen und Hydrocharideen), welche zumeist wiesenartig den Meeresgrund bedecken, wie *Zostera* u. a., blühen und fruchten unter Wasser. Auch *Utricularia* ist zu den Ausnahmen zu zählen, indem dieselbe über dem Wasser ihre Früchte zum Reifen bringt.

Einjährig sind unter den Wasserpflanzen: *Elatine Hydropiper, Najas minor, Salvinia natans*. Unverändert perenniren: *Zanichellia, Callitriche, Ceratophyllum, Vallisneria*. Durch Rhizome überwintern die Nymphaeaceen. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt durch Knollen (*Sagittaria*) oder durch gestauchte, mit reducirten Blättern versehene, von den Stengeln sich ablösende Sprosse (Winterknospen, *Hibernacula*, z. B. bei *Hydrilla, Utricularia*, s. Fig. 21, *BC*) [88]).

X e r o p h y t e n. Einen nicht minder ausgeprägten Charakter als die Wasserpflanzen haben die typischen Xerophyten, Gewächse, welche auf den trockensten Böden auftreten, der Einwirkung hoher Sonnenwärme ausgesetzt und darauf angewiesen sind, auch in sehr trockener Luft zu leben.

Diese Pflanzen sind auf geringe Wasseraufnahme angewiesen und sie müssen ihren Verbrauch an Wasser auf das äusserste einschränken. Sie werden hauptsächlich durch die Steppen- und Wüstenpflanzen repräsentirt.

Die Anpassung dieser Pflanzen an die trockenen Medien und an die hohen, während der Vegetationszeit herrschenden Temperaturen geschieht in sehr verschiedener Weise. Doch lassen sich im grossen Ganzen zwei Haupttypen unterscheiden: die w a s s e r a r m e n und die s u c c u l e n t e n Xerophyten.

Die ersteren sind durch geringen Wassergehalt aller ihrer Theile ausgezeichnet. Ihre Transspiration wird zunächst durch Reduction des Laubes eingeschränkt. Die Einschränkung der Belaubung erfolgt in mannigfaltiger Weise: durch Verkleinerung der Laubblätter, durch Verschwindenlassen der Blattsubstanz bis auf Rippen und Stiel (an dem häufig als *Rubus australis* be-

Fig. 22.

Natürl. Grösse. Ein Spross von *Rubus squarrosus Fritsch*. *S* Stamm, *BB* die dreizähligen Blätter, deren Spreiten auf die kleinsten Reste *bb* reducirt sind.

zeichneten *R. squarrosus Fritsch* aus Australien, Fig. 22), durch Beseitigung des Laubes etc. (*Ephedra*)[89]. Gattungen, welche in anderen Gebieten beblättert sind, werden in Steppen und Wüsten häufig durch blattlose Species repräsentirt (*Periploca aphylla* in den persischen Wüsten; *Capparis aphylla* in der Sahara etc.). Solche blattlose Phanerogamen müssen die Kohlensäure-Assimilation durch das grüne Parenchym der Stengel besorgen lassen. Die Stengel der wasserarmen Xerophyten werden oft in Dornen umgewandelt. Dornsträucher, dornige Kräuter sind im Steppengebiete sehr häufig

anzutreffen. Selbst Gräser werden im Wüsten- und Steppengebiete dornig (*Aristida*). Die Transspiration dieser Gewächse wird durch reichliche Besonnung eingeschränkt (z. B. bei den Steppen-Artemisien) oder durch starke Ausbildung der Cuticula, Reduction und Versenkung der Spaltöffnungen. Bei *Retama dasycarpa*, einer blattlosen Wüstenpflanze, erfährt die Cuticula eine colossale Mächtigkeit, die Spaltöffnungen stehen an den Böschungen von am Stamme verlaufenden Längsrillen. Aehnliche Verhältnisse kommen bei den Wüstenformen von *Spartium* und *Genista* vor[90]). Die Spaltöffnungen von Steppengräsern (z. B. von *Stipa capillata*,

Fig. 23.

Vergr. 20. *A A'* Querschnitte durch das Blatt von *Stipa capillata*, *A* durch das geschlossene, sich vor starker Transspiration schützende, *A'* durch das offene, ungehindert transspirirende Blatt. *B* Querschnitt durch das geschlossene, vor Transspiration sich schützende Blatt von *Festuca alpestris*. (Reducirte Copie nach A. Kerner von Marilaun.)

s. Fig. 23 und 24) sind zumeist an der Oberseite der Blätter verbreitet und die letzteren so eingerichtet, dass sie sich unter allen die Verdunstung befördernden Verhältnissen mit den Oberseiten zusammenlegen oder einrollen, wodurch die Transspiration fast vollkommen aufgehoben wird[91]). Manche Wüstenpflanzen scheiden reichlich ätherische Oele aus, wodurch gerade bei starker Bestrahlung durch die Sonne diese Pflanzen von einer Dunsthülle umgeben werden, welche die transspirirenden Organe insoferne vor Verdunstung schützt, als der Einfluss der strahlenden Wärme auf diese Organe sehr vermindert wird. Manche Wüstenpflanzen schützen sich vor starker Verdunstung durch starkes Zusammenneigen der Vegetationsorgane[92]).

Die succulenten Xerophyten (*Cactus*, cactusartige Euphorbien, *Sempervivum*, *Sedum* etc.) enthalten eine auffallend grosse Wassermenge, welche 80 Percent nicht selten übersteigt. Sie sind aber in zweierlei Weise gegen starke Transspiration geschützt: durch die Ausbildung des Hautsystems und dadurch, dass ihre parenchymatischen Elemente Lösungen von geringer Verdunstungsgeschwindigkeit enthalten. Es scheinen hauptsächlich gummi- oder schleimartige Körper aus der Gruppe der Kohlenhydrate zu sein, welche die Verdunstungsgeschwindigkeit der Zellsäfte dieser Pflanzen herabsetzen. Diese in biologischer Beziehung so wichtigen Verhältnisse sind bisher noch nicht genügend studirt worden. Es lässt indess die grosse Hygroskopicität der Schleime auf verminderte Verdunstungsgeschwindigkeit wässeriger Lösungen dieser Substanzen schliessen [93]).

Fig. 24.

Vergr. 240. Querschnitt durch ein Stück des offenen Blattes von *Stipa capillata* (vergl. Fig 23, *A A'*); bei *a*, auf der Oberseite des Blattes, die durch Schliessen der Spreite ausser Function gesetzten Spaltöffnungen. (Nach A. Kerner von Marilaun.)

Eine besondere Form der succulenten Xerophyten bilden die Halophyten (halophytische Chenopodiaceen, z. B. *Salicornia* etc.). Wie bei den Cacteen, bilden bei *Salicornia* die saftigen Stämme das einzige Organ der Kohlensäure-Assimilation. Allen Halophyten ist gemeinsam, dass ihre Zellsäfte reich an Natronsalzen, angeblich auch an dem so sehr hygroskopischen Chlorcalium und Chlormagnesium sind. Die Verdunstungsgeschwindigkeit der Zellsäfte dieser Pflanzen wird durch die vorhandenen Salze offenbar herabgesetzt [94]). Die Beschaffenheit der Zellsäfte muss bei diesen Xerophyten umsomehr in's Gewicht fallen, als ihr Hautgewebe der Verdunstung nur einen geringen Widerstand entgegensetzt. Beispielsweise sind die Oberhautzellen der succulenten Chenopodiaceen nach aussen hin nur

mässig verdickt. Die Kürze der Vegetationsepoche in Steppen und Wüsten macht eine Anpassung auch nach dieser Richtung nothwendig. Thatsächlich verkürzt sich die active Thätigkeit der Xerophyten entsprechend der Vegetationsepoche und verlängert sich die Ruheperiode. Annuelle Pflanzen mit kurzer Vegetationszeit, durch unterirdische Knollen, Zwiebel oder Rhizome ausdauernde Stauden sind unter den Xerophyten besonders häufig.

Es ist wohl selbstverständlich, dass Pflanzen, welche in constant grosser Luft- und Bodenfeuchtigkeit vegetiren — wir wollen sie als Hygrophyten zusammenfassen — diesen Vegetationsbedingungen angepasst sind, allein es treten bei ihnen die Anpassungserscheinungen nicht mit solcher Deutlichkeit hervor wie bei den Xerophyten. Auf feuchtem Standort entwickeln sich eben, wie wir früher sahen, die Vegetationsorgane besonders üppig, die Stengelglieder verlängern sich, die Blätter gewinnen an Oberfläche, die Belaubung wird reicher, die Vegetationszeit länger.

Die Xerophyten sind stets Lichtpflanzen, während die an feuchten Standorten befindlichen Gewächse häufig, namentlich in der gemässigten Zone, Schattenpflanzen sind. Unter den tropischen Aërophyten finden sich zahlreiche Arten, welche ebenso feuchtigkeits-, als lichtbedürftig sind, vor.

Es kann eine und dieselbe Pflanzenart an sonnigen und an schattigen Standorten erscheinen, sie bildet dann eine Licht- und eine Schattenform. An sonnigen Standorten bleiben die Blätter der Buche klein, werden aber dick infolge stärkerer Entwicklung des Palissadenparenchyms; an schattigen Standorten gewinnen die Blätter vergleichsweise an Grösse. Anatomisch sind diese Schattenblätter von den frühergenannten Sonnenblättern durch grössere Intercellularen des Schwammparenchyms unterschieden [95]).

Es gibt indess auch zahlreiche Schattenpflanzen, welche an sonnigen Standorten existenzunfähig sind, z. B. *Oxalis Acetosella*, *Prenanthes purpurea*. Bei Abholzung von Laubwäldern verkümmern alle echten Schattenpflanzen und verschwinden gänzlich, während unter dem Schutze der Bäume aufgewachsene Pflanzen, welche auch Lichtformen zu bilden vermögen, sich erhalten, indem aus ihren Samen dem sonnig gewordenen Standorte angepasste Formen hervorgehen.

Werden Schattenformen zu Lichtformen, so zeigt sich dies in der Regel in einer Verkürzung der Internodien, in einer Ver-

kleinerung der Blätter und in verminderter Laubbildung. Gewöhnlich stellt sich auch rascheres und reichlicheres Blühen ein. Die Samen der Lichtformen reifen rascher als die der Schattenformen, worüber schon früher (p. 66) Beispiele angeführt wurden.

Die Schattenformen unterscheiden sich von den Lichtformen oft auch durch die Lage des Laubes. Die Wurzelblätter der ersteren sind häufig aufgerichtet, die der letzteren horizontal ausgebreitet, dem Boden dicht aufliegend. Dadurch wird die Transspiration der ersteren begünstigt, die der letzteren — unter sonst gleichen Verhältnissen — relativ herabgesetzt, weil durch das Anpressen der grundständigen Blätter an den Boden die Unterseiten von der Transspiration ausgeschlossen sind. Man wird diese Stellungsverhältnisse der Blätter (bei *Plantago-*, *Taraxum*-Arten *) etc. sehr häufig zu beobachten) mit Recht als Anpassung an das feuchte Medium betrachten dürfen.

Die Aërophyten sind der Atmosphäre als demjenigen Medium, in welchem sie ausschliesslich oder fast ausschliesslich leben, angepasst.

Der vollkommenste Aërophyt ist die südamerikanische wurzellose Bromeliacee: *Tillandsia usneoides.* Sie haftet mit ihren langen, fast fadenförmigen Stengeln **) blos durch Reibung und Verschlingung den Stämmen und Aesten jener Bäume, auf welchen sie lebt, an. Diese Luftpflanze ist deshalb ganz und gar auf die Atmosphäre angewiesen. Die Aufsaugung des Wassers geschieht durch die schuppenförmigen Trichome, welche ihre Stengel dicht bedecken[96].

Die meisten Aërophyten wachsen als Epiphyten auf den Rinden der Bäume, haften durch Luftwurzeln oder Rhizoiden dem Substrate an, nehmen aber die Hauptmasse ihrer Nahrung aus der Luft, desgleichen das für ihre Existenz erforderliche Wasser, welches sie in Form von an den Wurzeln angesammeltem Condensationswasser absorbiren. Kleine Mengen stickstoffhaltiger Nahrung entnehmen sie wohl den Baumrinden, desgleichen andere Zersetzungsproducte, so dass sie auch mehr oder minder ausgesprochene Saprophyten sind.

*) Ueber die Grössen und Formänderungen der Blätter von *Taraxacum* bei verschiedener Luftfeuchtigkeit s. oben, p. 51 und Fig. 6.

**) Die Gefässbündel dieser oft fälschlich als Luftwurzeln angesehenen Gebilde werden bekanntlich technisch als sogenanntes vegetabilisches Rosshaar verwendet.

Bei uns sind die Aërophyten blos durch auf Baumrinde lebende Flechten und Moose, in den Tropen aber durch zahlreiche Orchideen, Aroideen etc. vertreten. Ihre Luftwurzeln wachsen zumeist langsam und sind dann stark negativ heliotropisch, wodurch sie dem Substrate leicht entgegengeführt werden, an dem die Pflanze sich befestigt. Die Luftwurzeln mancher Aërophyten entwickeln sich sehr stark, sind nicht heliotropisch, sondern wachsen vertical in den Boden hinab. Das bekannteste Beispiel eines solchen Aërophyten ist das bei uns als Topfpflanze häufig cultivirte *Philodendron pertusum.* Nach dem eben geschilderten Verhalten der Wurzeln der Aërophyten unterscheidet man Haft- und Nährwurzeln, die aber, wie wir gesehen haben, durch Uebergänge verbunden sind.

Die tropischen Aërophyten gedeihen besonders gut auf Bäumen mit flachschirmförmiger Krone, welche während des Sommers entblättert sind (*Cassia, Caesalpinia* etc.) und vermeiden sehr schattenreiche Bäume, wie z. B. den Brotbaum (*Artocarpus incisa*) [97]. —

Die Anpassung der Pflanzen an das Medium und an die klimatischen Factoren ist durch die hier angeführten Typen lange nicht erschöpft. Es sei, um die Mannigfaltigkeit der diesbezüglichen Einrichtungen anschaulich zu machen, nur noch auf ein charakteristisches Beispiel hingewiesen, auf die Dattelpalme. Diese vornehmlich in der Sahara gedeihende Palme zählt allerdings zu den ausgesprochenen Xerophyten. Ihre oberirdischen Organe sind der grössten Sonnenglut ausgesetzt, sie gedeiht aber doch nur an Stellen, wo in der Tiefe des Bodens reichlich Wasser vorhanden ist; wie die arabische Dichtung sagt: „taucht die Dattelpalme ihr Haupt in die Gluten des Himmels und ihren Fuss in's Wasser". —

Die Vegetationsdauer der annuellen Gewächse und der perennirenden ist den klimatischen Verhältnissen auf das genaueste angepasst. Bei uns ist der Weinstock etwa ein halbes Jahr belaubt und etwa ein halbes Jahr hindurch währt seine Ruheepoche, während er in Ländern, wo seine Vegetation durch das ganze Jahr gesichert ist, auch ohne jede Ruheperiode grünt. Holzgewächse bilden häufig derartige klimatische Varietäten, so die Lärche, welche je nach dem Klima zehn Wochen bis acht Monate im Jahr grünt. Nach dem Standort wechselt bei den Kiefern die Vegetationsdauer zwischen drei und acht

Monaten. Die Aprikose ist in Aegypten nur durch so viele Wochen, als bei uns Monate blattlos. Diejenigen monokarpen Gewächse, welche sowohl ein-, als zweijährig sich entwickeln, sind in jeder dieser Formen den äusseren Vegetationsverhältnissen vollständig angepasst.

X. Capitel.

Anpassung der Pflanzen an andere Organismen.

Parasiten. Die pflanzlichen Parasiten bewohnen bestimmte Organismen: Pflanzen oder Thiere, welche als deren Wirthe bezeichnet werden. In der Regel macht der Parasit seine ganze Entwicklung auf einem Wirthe durch. Seltener ist zur vollständigen Entwicklung eines Parasiten der Uebergang auf verschiedene Pflanzenspecies erforderlich, wofür als bekanntestes Beispiel der Getreiderost (*Puccinia graminis*) genannt sei, welcher einen Theil seiner Entwicklung an den oberirdischen Vegetationsorganen der Getreidearten, den anderen Theil auf den Blättern des Sauerdorns durchmacht (s. Bd. II, p. 129). Parasiten der ersteren Kategorie werden als autoxene (oder autöcische) von denen der zweiten Art unterschieden, welche als metaxene (auch heteröcische) bezeichnet werden.

Gewöhnlich sind es bestimmte Organe oder Gewebe der Wirthe, welche von den Parasiten befallen werden; seltener durchdringt der Parasit den ganzen Organismus; er verwächst entweder behufs Entzug von Nahrung mit bestimmten Theilen der Nährpflanze (wie z. B. die Orobanchen mit den Wurzeln des Wirthes), oder er durchsetzt die Gewebe und Zellen der befallenen Pflanze, dieselben destruirend, was bei den meisten parasitischen Pilzen, welche als Ursachen von Pflanzenkrankheiten auftreten, der Fall ist.

Dringt der Parasit nur mit einem Theile seiner Organe in das Innere des Wirthes ein, so ist er zum Theil von den Zuständen des letzteren, zum Theil von den äusseren Vegetationsbedingungen abhängig. Diese Schmarotzer werden als Ektoparasiten bezeichnet, zum Unterschiede von den blos im Inneren der Wirthe lebenden Endoparasiten. Beispielsweise ist *Viscum album* ein Ektoparasit, der der Atmosphäre wie jede andere grüne Pflanze Kohlensäure und Sauerstoff entnimmt, jene assimilirt

und diesen einathmet. Als Beispiele von Endoparasiten seien jene Bacterien genannt, die im Blute des Menschen vorkommen. Als Beispiel eines pflanzlichen Schmarotzers, der als Ektoparasit den thierischen Organismus befällt, ist der den Kopfgrind bedingende Pilz *Achorion Schoenleinii* zu nennen. Auf Algen (*Oedogonium*, *Spirogyra*) leben die zu den Pilzen zählenden Saprolegnien und Chytridien. Auf dem bekannten Schimmelpilze *Mucor Mucedo* kommt als Schmarotzer der Pilz *Piptocephalis Freseniana* vor.

In jedem Falle ist der Parasitismus ein Verhältniss, welches nur für den Parasiten günstig ist.

Der Grad des Parasitismus, nämlich das Mass seiner Abhängigkeit vom Wirthe, kann sehr verschieden sein. Im extremsten Falle ist der Parasit ohne Wirth gar nicht existenzfähig. So können z. B. die Rostpilze nur auf bestimmten Wirthpflanzen sich entwickeln (s. Bd. II, p. 204). Die Orobanchen sind schon von den ersten Keimungsstadien an von den Nährpflanzen abhängig. Die *Cuscuta*-Samen lassen sich allerdings auf jedem Substrate zur Keimung bringen; über die ersten Keimungsstadien hinaus vermögen sie sich aber doch nur auf bestimmten Phanerogamen zu erhalten. *Cuscuta europaea* kommt gewöhnlich nur auf Nessel und Hopfen vor; andere Cuscuten sind weniger wählerisch. Aehnlich wie *Cuscuta* verhält sich die Mistel (*Viscum album*), welche auf jedem Substrate keimt*), sich aber nur auf Holzgewächsen weiterzuentwickeln vermag. Besonders gut gedeiht die Mistel auf der Schwarzpappel, sehr üppig auf der Robinie; es gibt aber wohl keinen im Verbreitungsbezirke der Mistel gelegenen Laub- oder Nadelbaum, auf welchem sie nicht fortzukommen vermöchte. Auch thierischen Wirthen gegenüber zeigen die pflanzlichen Parasiten ein ähnliches Verhalten. Manche Schmarotzerpilze kommen nur auf einem oder wenigen Thieren vor, während der Muscardinepilz (*Botrytis Bassiana*) jede Insectenart befallen kann.

Es gibt aber auch Parasiten, die als Saprophyten existenzfähig sind. So unter den Pilzen der Halimasch (s. Bd. II, p. 195), unter den Phanerogamen *Monotropa hypopytis*, welche in Laubwäldern (auf Buchen) als Saprophyt, in Nadelwäldern hingegen als Parasit lebt.

Die unterirdischen Organe dieser chlorophyllfreien Pflanze sind von einem Pilzmycelium dicht umkleidet. Das constante

*) Ueber die Keimung der Parasitensamen s. oben, p. 46.

Vorkommen eines Wurzelpilzes auf *Monotropa* hat zu der Ansicht geführt, dass dieselbe als Parasit auf einem saprophytischen Pilze lebe[98]).

Zu den Parasiten werden auch die Epiphyten gerechnet, welche gewöhnlich auf abgestorbener Rinde der Bäume ihren Wohnsitz aufschlagen. In neuester Zeit wurden auch epiphytische Algen beobachtet, z. B. auf den Tetrasporangien von *Centroceras* das *Episporium Centroceratis*[99]) (Fig. 25).

Die Epiphyten werden, weil sie in der Regel der Pflanze, auf welcher sie sich ansiedeln, keinen Schaden zufügen, als unechte Parasiten von denjenigen unterschieden, welche ihre Wirthe durch Nahrungsentzug schwächen, wie die Orobanchen und die Mistel, oder dieselben durch Destruction mehr oder minder schädigen oder gar vernichten, wie die Brandpilze, der die Kartoffelkrankheit erzeugende Pilz (*Peronospora infestans*, s. Bd. II, p. 201). Diese letzteren werden als echte Parasiten zusammengefasst.

Fig. 25.

Vergr. 80. Aussenansicht. *C* Thallusstück von *Centroceras clavulatum* mit einer epiphytischen Floridee *E* (*Episporium Centroceratis*). (Nach M. Möbius.)

Dieselben entziehen dem Wirthe entweder assimilirte Substanz oder rohen Nahrungssaft, seltener beide. Nach dem in der Physiologie Vorgetragenen wird es begreiflich, weshalb die Pilze und überhaupt alle chlorophylllosen Parasiten (*Lathraea*, Orobanchen; die letzteren sind nicht absolut chlorophylllos, sie enthalten nämlich Spuren von Chlorophyll[100]), welche aber für den Assimilationsprocess so gut wie bedeutungslos sind) in die erstere, die chlorophyllhaltigen (z. B. *Viscum*, *Loranthus*) in die letztere Kategorie gehören. Alle Endoparasiten sind chlorophylllos; unter den Ektoparasiten kommen aber sowohl chlorophylllose, als chlorophyllhaltige vor.

Zwischen den echten Parasiten und den unechten finden sich zahlreiche Uebergänge im Pflanzenreiche vor; desgleichen zwischen Saprophyten und Parasiten, wofür der obengenannte Halimasch ein unzweifelhaftes Beispiel darbietet. Auch die

Melampyrum- und *Rhinanthus-*Arten, welche man früher für Parasiten hielt, deren Natur als Humusbewohner jetzt ausser Zweifel steht, sind als Uebergangsformen von Schmarotzern zu Saprophyten anzusehen. Die Wurzeln dieser grünen*) Pflanzen bilden im Contacte mit absterbenden Wurzeln Erhabenheiten, welche die Nährgewebe rinnen- oder zangenförmig umgreifen, und die man früher als reducirte Haustorien gedeutet hat [101]).

Fig. 26.

Vergr. 250. *Cystopus candidus.* *a* ein Stück des Mycels, mittelst Haustorien in das Gewebe von *Capsella bursa partoris* eindringend. *b* Conidien.

Aber auch zwischen den ausgesprochensten Endoparasiten und den vollkommensten Ektoparasiten existiren die mannigfaltigsten Unterschiede. Es sei hier nur an die schon oben erwähnte und abgebildete *Pilostyles* erinnert, welche ihr ganzes Vegetationsorgan im Inneren der Wirthpflanze ausbreitet und nur die Blüthe frei exponirt (s. oben, Fig. 11 und 12, p. 59 und 60).

Die unechten Parasiten (Epiphyten) dringen nur in todte Gewebe der Pflanze ein, die echten hingegen in lebende, in der Regel mittelst besonderer Haftorgane, der Haustorien (Fig. 26 bis 28). Bei vielen echten Schmarotzern stellt sich nur eine locale, mit unbedeutender Verletzung verbundene Verwachsung zwischen Wirth und Parasit ein, wie bei den Orobanchen, hingegen verletzen die meisten Endoparasiten die befallene Pflanze oder das Thier in tiefgehendster Weise (krankheiterzeugende Parasiten), z. B. der die Kartoffelkrankheit erzeugende Pilz (*Peronospora infestans*), welcher nicht nur die oberirdischen Theile der Kartoffelpflanze verändert, ja tödtet, sondern auch die Knolle in eine jauchige Masse verwandelt.

Fig. 27.

Vergr. 400. Ein Fragment des Traubenpilzes, *Oidium Tuckeri.* *c* Conidie, *h h* Haustorien. (Nach Schacht.)

*) Die *Rhinanthus-* und *Melampyrum-*Arten sind die einzigen bis jetzt bekannten grünen Saprophyten.

Symbiose (De Bary 1879). Der Parasitismus ist nicht die einzige Form des Zusammenlebens verschiedenartiger Organismen. Es sind in neuerer Zeit noch andere ähnliche Fälle bekannt geworden, die sich aber von dem Parasitismus dadurch unterscheiden, dass die Componenten nicht schädigend aufeinander wirken, sondern sich in ihren Functionen geradezu gegenseitig fördern.

Die Mitte zwischen diesen beiden Consorten günstigen Genossenschaften und den ausgesprochenen Parasiten halten die Epiphyten, welche in der Regel die Pflanze, auf welcher sie vorkommen, nicht schädigen. Sie entsprechen den Mutualisten der Zoologen, nämlich jenen Parasiten, welche dem Wirthe nicht schädlich sind, manchmal auch durch Consumirung abgestorbener Gewebe demselben förderlich sein können.

Fig. 28.

Vergr. 110. Haustorium von *Cuscuta*, in das Gewebe *R* des Leinstengels eindringend, *g* Gefässe des Haustoriums, *h* hyphenartige Zellfäden des sich myceliumartig ausbreitenden Endes des Haustoriums, *i* in den Leinstengel eingedrückte Reste der Epidermis und Rindenlage des Schmarotzers. (Nach L. Koch.)

De Bary hat alle Formen der organischen Verbindung zweier Pflanzen unter den Begriff der Symbiose gebracht. Die in das Verhältniss des Zusammenlebens getretenen Pflanzen werden als Symbionten bezeichnet. Beim Parasitismus ist der eine Symbiont die Wirthpflanze, der andere der Parasit.

Den wichtigsten Fall nicht parasitärer Symbiose repräsentiren die Flechten. Man hielt dieselben früher für besondere Lagerpflanzen. In neuerer Zeit wurde (De Bary 1866, Schwendener 1869, Bornet 1873) aber gezeigt, dass die Flechten, von einigen Ausnahmsfällen, wo andere Pilze in das Consortium eintreten, Ascomyceten sind, welche mit Algen (den Gonidien des

Flechtenthallus, s. Bd. II, p. 214) in ein Genossenschaftsverhältniss getreten sind. Wurde anfänglich nur aus den fertigen Zuständen, also analytisch, die wahre Natur der Flechten erschlossen, so gelang es später (Rees; Stahl 1877) durch Synthesen, nämlich durch Cultur von Flechtenpilzen mit bestimmten Algen, wobei Flechten resultirten, den directen Beweis für die Richtigkeit der vorgetragenen Auffassung zu führen. (Ueber die als Symbionten im Flechtenorganismus auftretenden Algen s. Bd. II, p. 213.)

Während der Flechtenpilz in erster Linie das Geschäft der Fortpflanzung besorgt, ist der zweite Symbiont, die Alge, thätig, um organische Substanz zu produciren, wozu sie durch den Chlorophyllgehalt befähigt ist. Die Nahrungsaufnahme besorgt der Pilz durch die Rhizoiden, in welche sein Mycelium zum Theile umgewandelt ist. Es ist wohl zweifellos, aber bis jetzt direct noch nicht bewiesen, dass den auf organischen Substraten vorkommenden Flechten auch ein saprophytischer Charakter zukomme.

Dass das Genossenschaftsverhältniss, in welches Pilz und Alge — flechtenbildend — treten, für beide Theile förderlich ist, geht schon aus dem Gedeihen der Flechten, der grossen Arten- und Individuenzahl, in welcher sie vorkommen, hervor, ergibt sich aber auch daraus, dass die von Pilzhyphen umkleideten und vor Verdunstung geschützten Algen auf Standorten vorkommen, auf welchen sie im freien Zustande nicht gedeihen könnten. Aber auch der Pilz könnte auf Steinen und ähnlicher Unterlage für sich nicht fortkommen, da er die seiner saprophytischen Natur entsprechende organische Nahrung an diesen Orten nicht in ausreichender Menge fände; die zu seiner Weiterentwicklung erforderliche organische Substanz wird fortwährend von den Algen (Gonidien) neu gebildet und dem Pilze zugeführt. —

Einen anderen interessanten Fall von Symbiose bildet die Association von *Azolla* (s. Bd. II, p. 236) und *Anabaena* (Strasburger 1873). An der Unterseite jedes auf dem Wasser schwimmenden Blattes befindet sich eine kleine Oeffnung, welche zu einem geräumigen, mit Haaren ausgekleideten Intercellularraum führt. Jede solche Höhlung ist von einer Colonie der zu den Nostoccaceen gehörigen Alge *Anabaena* erfüllt. Andere Algen kommen in den *Azolla*-Blättern nicht vor. Es ist höchst bemerkenswerth, dass in allen bis jetzt bekannten, in räumlich streng getrennten Gebieten vorkommenden *Azolla*-Arten *Anabaena*-Colonien vorkommen. Die Algen-Colonie stirbt mit dem betreffenden Blatte ab.

Wie die Algen der Flechten auch frei, nämlich unabhängig von dem Flechtenpilze vorkommen, so finden sich auch die in den genannten Gewächsen auftretenden Nostoccaceen frei in der Natur vor. Hingegen gibt es keine *Azolla* und kein Blatt derselben, welches nicht *Anabaena*-Colonien eingeschlossen enthielte. Hier liegt also gleichfalls ein sehr klarer Fall von nicht parasitärer Symbiose vor.

Nostoccaceen-Colonien wurden auch in besonders gebauten Höhlungen verschiedener Pflanzen (in der Wurzel von *Cycas*-Arten,

Fig. 29.

A. Vergr. 145. Wurzelspitze mit Mykorhiza von *Fagus silvatica* in der Oberflächenansicht. Die Pilzhülle besteht in der äusseren Partie aus freiendigenden Hyphen *p*. — *B*. Vergr. 480. Längsschnitt durch die wachsende Spitze einer Mykorhiza von einem einjährigen *Carpinus betulus*; *p* Plerom, *rr* Periblem, *ee* Epidermis, *cc* Wurzelhaubenschicht, *d* Initialschicht für Dermatogen und Catyptrogen, *mm* die pseudoparenchymatische Pilzhülle, *a* Wurzelhaubenzellen, von Pilzgeweben umsponnen. — *C*. Natürl. Grösse. Wurzelstück von *Carpinus betulus* mit Mykorhizen bei *m*. (Nach Frank.)

im Stamme von *Gunnera*, im Thallus mehrerer Lebermoose) beobachtet. — Auch zwischen Thieren und Pflanzen wurde in neuerer Zeit ein der Flechtensymbiose ähnliches, beiden Consorten förderliches Zusammenleben beobachtet. Die grüne Farbe von *Hydra*, *Spongilla* etc. beruht auf dem constanten Vorkommen von Chlorophyllgebilden, die den niedersten Formenreichen der Algen angehören und durch Tetradenbildung sich fortpflanzen [102]).

In neuerer Zeit ist von mehreren Forschern, namentlich von **Frank** (1885), ein Genossenschaftsverhältniss zwischen sterilen

Pilzen und den Wurzeln zumeist grüner Pflanzen wahrscheinlich gemacht worden, die Wurzelsymbiose. Die Wurzeln der Cupuliferen und anderer Pflanzen sind an der Spitze und in deren Nähe von einem dichten Geflecht von Pilzfäden mantelartig umkleidet. Die Wurzelhaare fehlen, und es vertreten die freien Enden des Pilzmycels augenscheinlich die Stelle derselben. Es wird angenommen, ist aber noch nicht experimentell bewiesen, dass das die Saugwurzeln bedeckende Pilzgewebe — die Mykorhiza — Wasser und Nährsalze aus dem Boden aufnimmt und dem Baume zuführt. (Fig. 29.)

Fig. 30.

Wurzel und unteres Stammstück von *Pisum sativum*. *w* Wurzelknöllchen.

Bei den Cupuliferen sind die Mykorhizen ektotrophisch, d. h. sie legen sich behufs Nahrungsübertragung blos dicht an das Wurzelgewebe an, ohne in dieses einzudringen. Die Ericaceen und einige Orchideen bilden hingegen endotrophische Mykorhizen. Hier dringt das die Ernährung vermittelnde Pilzgewebe in die Epidermiszellen, ja noch tiefer in die Gewebe der Wurzeln ein.

Viele Pflanzen bilden an einzelnen Organen bestimmt gestaltete Wohnstätten für Insecten und andere kleine Thiere aus, welche für ihre Ernährung oder in anderer Weise für sie von Nutzen sind. Diese Wohnstätten, welche wenigstens in einzelnen Fällen nachweisliche Anpassungen an den betreffenden Pflanzen nutzengewährende Thiere sind, werden nach Lundström's Vorschlag Domatien[103]) genannt.

Die Domatien sind von den Cecidien oder Gallen*) zu unterscheiden, welche von Gallwespen, Milben etc. an bestimmten

*) Man kennt zahllose Phanerogamengallen. In neuerer Zeit wurde auch auf Algen (*Vaucheria*) Gallenbildung beobachtet.

Pflanzentheilen hervorgerufen werden. In den Cecidien erscheinen Pflanzen und Thiere als antagonistische Symbionten, während in den Domatien die Consorten sich gegenseitig fördern, gewöhnlich mutualistische Symbionten sind.

Sehr bekannt sind die an den Blättern der Linden vorkommenden, von Milben (*Tydeus, Gamasus*) bewohnten Domatien. Sie treten an den Unterseiten der Blätter an Stellen auf, wo zwei Blattnerven sich kreuzen. In diesen Winkeln ist die Epidermis umgestaltet; sie führt nur wenige Spaltöffnungen und besteht aus sehr dünnwandigen Zellen. Die in diesen Wohnstätten lebenden Milben werden der Pflanze wahrscheinlich dadurch von Nutzen, dass das Blatt die stickstoffhaltigen Abfalls- und Zersetzungsproducte dieser Thierchen aufnimmt und assimilirt. An anderen Pflanzen nehmen die Milbendomatien die Gestalt von Grübchen, Taschen, Beuteln etc. an.

Die an den Wurzeln vieler Papilionaceen und anderer Pflanzen auftretenden Knöllchen („Wurzelknöllchen“) werden als Domatien angesehen; die Grundgewebszellen dieser Knöllchen sind von bacterienartigen Organismen (Bacteroïden) bewohnt, die in einer förderlichen Beziehung zum Stoffwechsel dieser Pflanzen zu stehen scheinen. Es wird aber den Wurzelknöllchen und den in ihnen auftretenden mikroskopischen Gebilden auch eine andere Deutung gegeben [104]).

Fig. 31.

Vergr. 1000, bei *D* 1200. *A* bacteroïdenführende Zelle aus einem Wurzelknöllchen von *Pisum*. *B—D* Bacteroïden, *B* von *Pisum*, *C* von *Acacia lophanta*, *D* (nach Frank) von *Orobus tuberosus*.

Ameisenpflanzen (Belt, Delpino 1874). Wie im Thierreiche, so gibt es auch im Pflanzenreiche Ameisenfreunde. Auf den reichlichen Besuch von Ameisen bei gewissen Pflanzen wurden die Botaniker schon vor langer Zeit aufmerksam, wie aus den alten Gattungsnamen *Myrmedona, Myrmecodia* und den Speciesnamen *Hydrophyton formicarum, Euphorbia formicarum* etc. hervorgeht. Nunmehr kennt man bereits eine grosse Zahl von den verschiedensten Familien angehörigen Pflanzen, welche in ein genossenschaftliches Verhältniss zu Ameisen getreten sind. Diese

Pflanzen locken Ameisen auf verschiedene Weise an, gewöhnlich durch zuckerhaltige Ausscheidungen aus extrafloralen (überhaupt extranuptialen oder asexuellen [Kny]) Nectarien. Da die Ameisen diese Pflanzen gegen den Angriff vieler schädlicher Thiere schützen, so liegt hier ein Genossenschaftsverhältniss zwischen Thier und Pflanze vor, welches beiden Consorten Nutzen bringt.

Fig. 32.

A natürl. Grösse. Zweigstück von *Cecropia adenops*, bei *e* das durchbohrte Grübchen. *B* schwach vergrössert. Theil eines Querschnittes durch *A*. Bei *g* die verdünnte bastfreie Stelle, an welcher die Durchbohrung des Grübchens *(A, e)* erfolgt. *C* schwach vergrössert. Stück des Blattstielpolsters mit mehreren Müller'schen Körperchen. (Nach A. F. W. Schimper.)

Einige Ameisenpflanzen bilden höchst charakteristische Domatien aus, z. B. die südamerikanische *Cecropia adenops*. Die hohlen Internodien des Stammes haben an bestimmten Stellen grübchenförmige Vertiefungen, unterhalb welchen der anatomische Bau des Stammes eine Veränderung erfahren hat. Es fehlen nämlich daselbst die sonst in den analogen Regionen des Stammes befindlichen Bastzellen, wie die Querschnitte lehren (s. Fig. 32). An dieser Stelle ist der Stamm am leichtesten zu durchbrechen,

und diese Grübchen sind es auch stets, von welchen aus die Ameisen in's Innere der hohlen Internodien eindringen und daselbst massenhaft ihren Wohnsitz aufschlagen. Diese Ameisen schützen die Cecropien vor den gefährlichen Blattschneiderameisen. An den von Ameisen bewohnten Cecropien, nicht aber an den ameisenfreien Arten dieser Gattung finden sich in einer sammtartigen Trichomhülle an der Unterseite der Blattstielpolster eigenthümliche Körperchen („Müller'sche Körperchen") vor (Fig. 32 *C*), die wahrscheinlich durch Metamorphose aus harz- oder schleimabsondernden Organen entstanden sind, und die den Ameisen als Futter dienen [105]).

XI. Capitel.

Specifische Einrichtungen.

Schutzeinrichtungen *).

Die Vegetationsorgane der Pflanzen sind in mannigfaltigster Weise gegen störende oder schädliche äussere Einflüsse geschützt. Zahlreiche derartige Schutzeinrichtungen wurden schon oben geschildert, so namentlich die gegen zu starke Transspiration. Wie gegen zu starke Verdunstung, gegen Hitze und Kälte **), so schützt sich die Pflanze auch gegen die Wirkung allzu intensiven Lichtes.

Unter den die Pflanze schädigenden Wirkungen des Sonnenlichtes sind vor Allem allzu grosse Erwärmung und gewisse photochemische Processe zu nennen.

Durch bestimmte Regulirung der Vegetationszeiten, durch Stellung der Organe parallel zur Richtung der Strahlen grösster Intensität, durch Reflexion der Strahlen, durch Umhüllung der Organe mit schlechten Wärmeleitern und lichtdämpfend wirkenden Gebilden (trockene Haarüberzüge u. dgl.) und mit Dunsthüllen ätherischen Oels (s. oben, p. 84) schützt sich die Pflanze gegen zu grosse Strahlungswirkung, also in erster Linie gegen übermässige Erwärmung.

Es sollen hier die merkwürdigsten und wichtigsten einschlägigen, bisher noch nicht erörterten biologischen Verhältnisse

*) S. Einleitung, p. 9.

**) S. hierüber das IX. Capitel.

kurz geschildert werden, vor Allem die Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der Pflanze[106]).

Das Chlorophyll ist eine höchst lichtempfindliche Substanz (s. Bd. I, 2. Aufl., p. 187), welche in Lösung desto rascher der zerstörenden Wirkung des Lichtes verfällt, je verdünnter dieselbe ist. Da nun die jungen, im Ergrünen begriffenen Chlorophyllkörner durch sehr verdünnte Chlorophylllösungen tingirt sind, so folgt, dass deren Farbstoff besonders leicht durch Licht zerstörbar ist, was sich experimentell auch erweisen lässt durch vergleichende Chlorophyllbestimmungen von im diffusen Lichte lebhaft ergrünten und später der Wirkung starken Sonnenlichtes ausgesetzten Pflanzentheilen. Man sieht nun die jugendlichen, in Ergrünung begriffenen Chlorophyllkörner stets und auf die mannigfaltigste Weise gegen die Wirkung starken Lichtes geschützt. Es kann hier nur auf die wichtigsten hiehergehörigen Schutzeinrichtungen hingewiesen werden.

Junge chlorophyllhaltige Organe stehen gewöhnlich unter dem Schutze schon entwickelter ergrünter, wie fast jeder sich entwickelnde Laubspross lehrt. Schiebt sich aber das junge Blatt aus der Knospe frühzeitig an's Licht, so ist es gewöhnlich mit einem dichten, lichtdämpfend wirkenden Filz bedeckt, welcher sich ablöst, wenn starkes Ergrünen eingetreten ist. Dies zeigen beispielsweise die Blätter des Huflattichs (*Tussilago Farfara*), welche den Haarfilz der Blattoberseite nach der Entwicklung des Chlorophylls abwerfen. Entfernt man vor Eintritt lebhaften Ergrünens den Haarfilz, so verblassen die Blätter. Auch papillöse Ueberzüge (*Chenopodium*) und Wachsüberzüge (*Cerinthe*, einige *Salix*-Arten) wirken lichtdämpfend und infolge dessen schützend. Bei *Plantago media* stehen die jungen Blätter unter dem Schutze von filzigen Ueberzügen des Stengels, bei der Erbse bilden sie sich unter dem Schutze der Nebenblätter aus etc. Sehr früh schieben sich die Blätter der Fichten und Tannen an's Licht ohne ausreichenden Schutz, weshalb das Ergrünen der Nadeln dieser Bäume relativ so spät eintritt. Junge, noch wenig ergrünte Blätter sind aufgerichtet und stellen sich erst später senkrecht zum auffallenden Licht. Bei aufrechter Lage des Blattes kann intensives — von hochstehender Sonne ausgehendes — Licht nur unter kleinen Winkeln auf das Blatt auffallen, wodurch die Intensität des wirksamen Lichtes begreiflicherweise stark herabgemindert wird. Die periodischen Bewegungen der Blätter von

Robinia Pseudoacacia sind so geregelt, dass bei schwächerem Lichte die Fiederblättchen ausgebreitet sind und fast der ganzen Wirkung der auffallenden Strahlen theilhaftig werden; bei intensiver Beleuchtung aber gelangen sie nahezu in die Richtung des einfallenden Lichtes und entziehen sich so grösstentheils der allzu starken Lichtwirkung, welche eine Zerstörung des Chlorophylls herbeiführen würde (vergl. Bd. I, 2. Aufl., p. 253). Eine wichtige Schutzeinrichtung besteht auch in der Richtungsänderung der Chlorophyllkörner infolge starker Beleuchtung. Sind beispielsweise Blätter einer zu intensiven Beleuchtung ausgesetzt, so nehmen die Chlorophyllkörner des Palissadenparenchyms Profilstellung an, wodurch die Lichtwirkung abgeschwächt wird.

Fig. 33.

A *B*

Vergr. 450. *A* Oberflächenzelle des Thallus von *Chylocladia reflexa* mit einer das Licht reflectirenden Platte, von der Fläche gesehen. *B* Seitenansicht der Zelle mit der Platte, welche der Zellhaut (Aussenwand) dicht anliegt. (Nach G. Berthold.)

Im tiefen Schatten stehende Pflanzen bedürfen keines Schutzes gegen starkes Licht. Echte Schattenpflanzen verschwinden auch, wenn die Schirmpflanzen entfernt werden, theils weil sie, dem Sonnenlichte exponirt, nicht gegen Verdunstung geschützt sind, theils auch wegen Zerstörung des Chlorophylls.

Auch bei Algen wurden vielfach Schutzeinrichtungen gegen zu starke Lichtwirkungen nachgewiesen. Die wichtigsten sind Haarbildungen, die sich an stark besonnten Individuen mancher Arten ausbilden, an in trübem oder schwach beleuchtetem Wasser vegetirenden aber ausbleiben. Auch die Kalkincrustation der Corallineen dienen zum Theil dem Lichtschutze. Bei *Padina Pavonina* bildet sich die Kalkincrustation nur an der Lichtseite aus. Sehr merkwürdig sind die dem Lichtschutze dienenden Reflexvorrichtungen einiger Algen, z. B. der Chylocladien (Fig. 33), welche je nach der Species in den verschiedensten, einzelne in den prachtvollsten Farben

schillern. Dieses Phänomen wird durch eigenthümliche, runde, abgeplattete, im durchfallenden Lichte röthlich erscheinende Körperchen hervorgerufen, welche in den peripheren Zellen der Algen den Aussenwänden dicht anliegen. Diese Körperchen werden in ihrer Lichtwirkung noch durch Lamellen unterstützt, welche in der Richtung des stärksten einfallenden Lichtes gestellt sind und die Körperchen in ihrer gegenseitigen Stellung festhalten. Diese lichtreflectirenden Wandbelege bewegen sich infolge der Lichtwirkung. Im stärksten Lichte geben sie die grössten Reflexe. Schon im diffusen Lichte rücken sie an die Seitenwände, wodurch die Reflexwirkung schon sehr stark abgemindert wird. Im Dunkeln werden die Platten aufgelöst, und damit verliert die Alge ihre Fähigkeit zu schillern [107]). —

Wir finden die Vegetationsorgane, namentlich die Blätter, auch insoferne gegen die Wirkung zu intensiven Lichtes geschützt, als sie in der fixen Lichtlage dieser am meisten Widerstand leisten, umgewendet aber geschädigt werden. So lange das Blatt wächst, tritt aber die Schädigung nicht ein, da das wachsende Blatt die Fähigkeit hat, eine neue günstige fixe Lichtlage einzunehmen [108]).

Wendet man einen beblätterten Spross der Linde oder des Ahorns um, so hängen die Blätter herab, während sie in normaler Lage straff ausgebreitet sind. Die Biegungswiderstände solcher Blätter sind oberseits grösser als unten, was als eine Schutzeinrichtung gegen die Stosswirkung von Regen und Hagel angesehen werden kann [108a]).

Auch gegen die Wirkung des Windes sind die Blätter vieler Pflanzen insoferne geschützt, als die Spaltöffnungen von der bewegten Luft ausgesetzten Organen sich schliessen und dadurch die Transspiration, welche durch den Wind in übermässiger Weise sich steigern müsste, herabgesetzt wird [109]).

Dass die Blätter vieler Pflanzen wegen ihrer Bewehrung mit Stacheln etc. oder wegen widerlichen Geruches oder Geschmackes vom Weidevieh und anderen Thieren nicht gefressen werden, wird als eine Schutzeinrichtung betrachtet [110]). Thatsächlich kann man auch ein starkes Ueberhandnehmen solcher vom Vieh verschmähten Pflanzen häufig genug beobachten. Ein auffälliges einschlägiges Beispiel ist *Euphorbia Cyparissias*.

Ganz besondere Schutzmittel scheinen nach den jüngsthin von Stahl durchgeführten Untersuchungen viele Pflanzen

gegen Schneckenfrass erworben zu haben [111]). Thatsächlich wurde erhoben, dass die Blätter von *Arum maculatum*, deren scharfen Geschmack man früher einem gelösten Stoff zuschrieb, durch „dolchartige“ Raphiden diese Geschmackswirkung hervorbringen, dass diese Blätter im frischen Zustande von Schnecken nicht gefressen werden, wohl aber nachdem die aus oxalsaurem Kalk bestehenden Raphiden durch Salzsäure gelöst und hierauf die Blätter mit Wasser gewaschen wurden.

Ausser den Raphiden und anderen mechanisch wirkenden Schutzmitteln gegen Schneckenfrass existiren auch chemische, namentlich in den Zellsäften der betreffenden Organe gelöste, beziehungsweise vertheilte Gerbstoffe, Säuren, saure Salze, Bitterstoffe und ätherische Oele.

Ueber Schutzmittel der Samen und Keimlinge gegen schädigende Einflüsse siehe oben in dem der Keimung gewidmeten Capitel.

Kletterpflanzen.

Zahlreiche Pflanzen erscheinen in einer für sie höchst vortheilhaften Weise zum Klettern eingerichtet. Es sind dies durchwegs relativ dünnstengelige Gewächse, welche, falls sie sich nicht an aufrechten Gegenständen festzuklammern vermöchten, durch die Last des Laubes alsbald zur Erde gebeugt werden müssten, in welcher Lage sie offenbar wenig gedeihen würden. Dadurch, dass diese Pflanzen an anderen Gewächsen oder an Stützen emporklettern, werden sie befähigt, ihr Laub im Lichte auszubreiten und die volle Fläche der Blätter der Luft darzubieten. Nunmehr können sie reichlich organische Substanz produciren und überhaupt sich vortheilhaft entwickeln.

Man kann mit Darwin („Kletterpflanzen“, 1875) vier verschiedene Arten von Kletterpflanzen unterscheiden: 1. windende, 2. rankende Pflanzen, 3. Haken- und 4. Wurzelkletterer.

Ueber das Zustandekommen des Windens und des Rankens der Pflanzentheile wurde bereits im ersten Bande dieses Werkes das Wichtigste mitgetheilt. Gewöhnlich winden alle Stengel einer Schlingpflanze, stets aber nur während des Wachsens (Bd. I, 2. Aufl., p. 249). Bei *Periploca graeca* winden blos die obersten Sprosse; *Combretum argenteum* entwickelt zweierlei Sprosse: windende und gemeine; *Polygonum Convolvulus* schlingt nur während der Mitte des Sommers; *Ipomoea argyroïdes* hat in der Heimat aufrechte Sprosse, um Dublin cultivirte Exem-

plare schlingen hingegen. Die meisten Schlingstengel winden in bestimmter Richtung; häufiger nach links (*Phaseolus multiflorus*) als nach rechts (*Humulus Lupulus*), *Solanum Dulcamara* sowohl nach rechts, als links. Bei *Loasa* kann selbst ein und derselbe Stengel abwechselnd nach rechts und nach links winden.

Zu Ranken können sich die verschiedensten Pflanzentheile umbilden. Häufig werden die Blattstiele (*Clematis*, *Tropaeolum*) oder das Ende des gemeinschaftlichen Blattstieles gefiederter Blätter (*Vicia*, *Ervum*) oder das verschmälerte Ende der Blattfläche (*Gloriosa superba*; s. Bd. II, Fig. 41, p. 53), die ganze Blattfläche (*Fumaria*, *Adlumia*), oder aber bestimmte Sprosse (Weinstock) zu Ranken metamorphosirt.

In biologischer Beziehung erscheint die Fähigkeit rankender Organe, durch spontane Nutationen kreisende Bewegungen ausführen zu können, von hoher Wichtigkeit. Das Organ findet bei dieser Bewegung leicht eine Stütze; mit dieser in Berührung tritt die Rankenkrümmung ein, und es erfolgt die Umklammerung der Stütze und damit die Befestigung des betreffenden rankenden Pflanzentheiles.

Zu den Hakenkletterern werden gerechnet: *Galium aparine* und die kletternden Rosen. In beiden Fällen sind es borsten- oder stachelförmige Anhänge (Trichome oder Emergenzen) der oberirdischen Vegetationsorgane, namentlich des Stengels, durch welche das Emporklimmen möglich gemacht wird. Manche Pflanzen mit windenden Stengeln werden durch spitze und stark gekrümmte Haken im Klettern unterstützt, z. B. der Hopfen.

Als einheimischer Repräsentant der Wurzelkletterer sei der Epheu, von exotischen die in Gewächshäusern häufig anzutreffenden, an den Wänden emporkletternden kleinblätterigen Feigenarten (*Ficus repens*, *F. stipulata* etc.) genannt. Die Epheusprosse sind negativ heliotropisch. Vom Lichte weggelenkt, kommen sie mit Baumstämmen, Felswänden etc. in Berührung und werden an diese Stützen angedrückt; an den Contactstellen entwickeln sich nun rasch und reichlich Adventivwurzeln, durch welche sie sich festklammern. *Ficus repens* wird nach Darwin durch Ausscheidung einer klaren, aus der mit den Stützen in Berührung kommenden Wurzel austretenden, klebenden Flüssigkeit befähigt, sich durch die Adventivwurzeln selbst auf glatten Flächen (selbst Glasplatten) festzusetzen. In der als Topfpflanze so häufig cultivirten *Hoya carnosa* vereinigen sich die Eigenschaften einer

Schlingpflanze und eines Wurzelkletterers: der Stengel windet schraubig um die Stütze und befestigt sich an letzterer auch durch Würzelchen oder klammert sich durch solche an Felsen und Mauern fest.

Die Zahl der Haken- und Wurzelkletterer ist eine sehr kleine. Hingegen kennt man überaus viele schlingende und rankende Gewächse, namentlich unter den Phanerogamen. Nach Darwin kommen unter 59 Verwandtschaftskreisen, in welche Lindley die Blüthenpflanzen theilt, nicht weniger als 35 windende und rankende Gewächse vor. Nach Darwin's Meinung („Bewegungsvermögen", 1881) soll die Anlage zum Winden (Circumnutation) allen Pflanzen eigen sein [112]).

Fig. 34.

a Same einer Orchidee *(Dendrobium nobile)*, vergrössert; b von *Bignonia muricata*. (Nach Hildebrand.)

Verbreitungsmittel der Samen und Früchte.

Die Fortpflanzung der Gewächse geschieht im Grossen und Ganzen durch Sporen (im weitesten Sinne), Samen, Knollen, Wurzelstöcke und Ausläufer. Im Allgemeinen werden die Gewächse durch Sporen und Samen nicht nur reichlicher vermehrt, sondern auch leichter verbreitet als durch Knollen, Wurzelstöcke und Ausläufer, welche als Propagationsorgane gewöhnlich nur eine geringe örtliche Verschiebung der Nachkommen ermöglichen.

Nur ausnahmsweise kommen Keimpflanzen oder selbst ausgebildete Pflanzen in Verhältnisse, welche ihre Verbreitung ermöglichen. Es wurde oben schon (p. 45) auf die merkwürdige Eigenthümlichkeit der *Rhizomorpha Mangle* aufmerksam gemacht, die Samen an der Mutterpflanze zur Keimung zu bringen, da dieselben im Wasser oder Schlamme, über welche der Baum

sich erhebt, unfehlbar zugrunde gehen müssten. Die sich ablösenden Keimpflanzen wachsen im Schlamme weiter oder werden vom Wasser weitergeführt. Es ist bis jetzt keine andere Art der Verbreitung dieses Baumes bekannt [113]). Ein anderer hieher gehöriger Fall ist die Verbreitung der bekannten Jerichorose (*Anastatica hierochuntica*). Diese besonders häufig in den Wüsten Arabiens vorkommende Crucifere ist annuell und bildet eine einfache Pfahlwurzel. Im Beginne der Samenreife neigen sich die austrocknenden Zweige zusammen, die Wurzel befreit sich aus dem verdorrenden Boden und wie ein Ball wird die zusammengeknäuelte, ausgetrocknete, mit gereiftem Samen versehene Pflanze vom Winde weggetrieben, wobei sie nach und nach ihre Samen ausstreut, namentlich wenn bei stärkerer Durchfeuchtung der Knäuel der fruchttragenden Aeste sich öffnet [114]). Auch die bekannte Mannaflechte (*Lecanora esculenta*), welche als ganze Pflanze durch den Wind in den nordafrikanischen und vorderasiatischen Wüsten weit verbreitet wird, ist hier zu nennen. — Die Sporen sind schon infolge ihrer gewöhnlich mikroskopischen Kleinheit zur weiten Verbreitung im hohen Masse befähigt; finden wir ja im atmosphärischen Staube dieselben constant vor, und kann schon die bewegte Luft diese Fortpflanzungszellen weithin verschleppen. Manche Pilze, namentlich gewisse

Fig. 35.

a Same von *Ceiba pentandra* (nach Gärtner) *b* (vergrössert) von *Salix*, *c* von *Aeschinanthus speciosus*. (*b* und *c* nach Hildebrand.)

Fig. 36.

a Frucht von *Anemone sylvestris*, *b* von *Clematis Vitalba* (Nach Hildebrand.)

Schimmelpilze, sind infolge dieser Verbreitungsfähigkeit der Sporen, freilich auch infolge starker Vermehrung und grosser Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Vegetationsbedingungen über die ganze Erde verbreitet. Ein Gleiches gilt für viele Schizomyceten und für die Hefe.

Manche Samen werden sich allerdings infolge ihres hohen Gewichtes, ihrer Grösse oder aus anderen Ursachen nicht leicht verbreiten können, aber diesen steht eine ausserordentlich grosse Zahl anderer gegenüber, welche in mehr oder minder vollkommener Weise zur weiten Verbreitung ausgerüstet erscheinen.

Fig. 37.

a Frucht von *Typha latifolia*, *b* von *Pennisetum villosum*. Beide etwas vergrössert. (Nach Hildebrand.)

Die Verbreitung der Samen, Sporen und Früchte geschieht durch die Luft, durch das Wasser oder durch Thiere, und dementsprechend sind die betreffenden Vermehrungsorgane in specifischer Weise ausgebildet.

Alle den lufttrockenen Zustand vertragenden Sporen können schon infolge ihrer Kleinheit durch die Luft verbreitet werden. Es gibt allerdings Samen von so kleinen Dimensionen, dass sie wenigstens auf kurzen Distanzen leicht durch die Luft fortgetragen werden könnten; aber selbst so kleine Samen, z. B. die vieler Orchideen, sind häufig mit Flugvorrichtungen ausgerüstet, welche ihrer Verbreitung durch die bewegte Luft Vorschub leisten (s. Fig. 34, *a*). Kleine und grosse Samen, beziehungsweise Früchte, sind mit Flug-

apparaten der verschiedensten Art und von verschiedenem morphologischen Werthe versehen, von welchen nur die wichtigsten hervorgehoben werden sollen. Flächenförmige Anhänge (Flügel) finden wir bei vielen Orchideen, *Bignonia*-Arten (Fig. 34, *b*), bei Ulmen, Eschen, Ahornen, bei vielen Nadelhölzern (*Pinus*, *Abies*) u. s. w. Die Früchte der Linde fallen vom Baum sammt dem Hüllblatte, welches hier als Flugapparat dient, ab; auch noch bei anderen Pflanzen sind zu Flugapparaten umgestaltete, subflorale Axen als Verbreitungsmittel thätig, so bei der Geraniacee *Stupa*, bei *Statice Thoninii* u. s. w. [115]).

Die Samen zahlreicher Gewächse sind mit langen Haaren bedeckt (Baumwolle) oder führen einen Samenschopf, z. B. Weiden, Pappeln, Weidenröschen (*Epilobium*), welche Einrichtungen in gleicher Weise die leichte Verbreitung durch den Wind befördern, wie die haarigen Anhänge der Früchte vieler Pflanzen (Fig. 36, 37). Die meisten Compositenfrüchte sind mit einer aus dem nachwachsenden Kelche hervorgegangenen Haarkrone (Pappus) versehen, welche wie ein Fallschirm functionirt (z. B. *Taraxacum*, *Tragopogon* etc.). Die Früchte von *Anemone sylvestris*, *Pulsatilla*, *Clematis*, *Typha* (Fig. 36 und 37) und von zahlreichen anderen Pflanzen sind in ähnlicher Weise zur Beförderung durch die Luft eingerichtet. Auch die Bulbillen mancher Pflanzen, z. B. die der *Poa bulbosa var. vivipara*, können durch den Wind weitergetragen werden.

Die Verbreitung der Samen durch die bewegte Luft erfolgt gewöhnlich in horizontaler, durch aufsteigenden Luftzug auch in verticaler Richtung, so dass auf diese Weise im Gebirge auch die Grate und Gesimse hoher Steilwände mit Pflanzen besiedelt werden. Selbst starke Winde führen die Samen aber nicht gleich viele Meilen weit, wie man früher angenommen hat, sondern nur auf verhältnissmässig kurze Strecken, so dass die Verbreitung der Pflanzen durch die bewegte Luft zumeist doch nur schrittweise, von Generation zu Generation fortschreitet (Alph. Decandolle 1855, Kerner 1871).

Während viele leichte, mit Flugvorrichtungen versehene Samen und Früchte in geringer Entfernung von der Mutterpflanze zur Erde gelangen, gibt es merkwürdigerweise verhältnissmässig schwere Früchte, beziehungsweise Samen, wie die von *Acer* und *Pinus*, welche selbst durch geringe Luftströmungen relativ weit geführt werden können. Die Früchte der genannten Bäume und noch mancher anderer sind aber zu dieser Art des

Transportes ganz besonders eingerichtet, nämlich nach dem Princip des „Schraubenfliegers" gebaut [116]).

Zur Verbreitung durch das Wasser sind nur solche Samen und Früchte geeignet, welche infolge geringen specifischen Gewichtes auf der Oberfläche der Gewässer (Bäche, Flüsse, Ströme, das Meer) schwimmen, und längere Einwirkung des Wassers unbeschadet ihrer Keimfähigkeit ertragen können. Viele Palmen sind durch Meeresströmungen weit verbreitet worden. Dies wurde beispielsweise für die Kokospalme constatirt. Hingegen verliert die „Sechellennuss" (Frucht der Palme *Lodoicea Sechellarum Labill*), welche durch Meeresströmungen bis zu den vorderindischen Inseln geführt wird, am Wege dahin ihr Keimvermögen und hat, so häufig sie am Strande ausgeworfen wurde, zur Verbreitung des Baumes nichts beigetragen. Manche Gebirgspflanzen haben sich dadurch in den Thälern angesiedelt, dass ihre Samen durch die Bäche hinabgeführt wurden. Ganz besonders oft gelangen keimfähige Samen durch Hochwässer in die Niederungen. In den Kiesbetten der Thalwässer findet man häufig Pflanzen der Gebirge.

Bemerkenswerth erscheint auch, dass während gewöhnlich trocken aufspringende Pericarpien bei Benetzung mit Wasser sich schliessen, bei einigen Pflanzen gerade durch Benetzung ein Oeffnen solcher Früchte stattfindet, so z. B. bei *Veronica arvensis*. Bei starkem Regen werden die aus den sich öffnenden Pericarpien fallenden Samen durch das Wasser weggeschwemmt und in dieser Weise oft weit verbreitet.

Aber selbst in langsam fliessenden und stagnirenden Gewässern findet man Gewächse, denen Einrichtungen zukommen, welche unter den gegebenen Verhältnissen die möglichste Verbreitung gestatten. Die Samen der Teichrose (*Nuphar luteum*) sind so schwer, dass sie, zur Zeit der Samenreife aus der Fruchtschale fallend, im Wasser sofort untersinken müssten. Die reifen Früchte lösen sich von dem Stiele los, die schweren Fruchtschalen trennen sich von der leichten inneren Fruchthaut ab, die Frucht spaltet entsprechend der Zahl der Dissepimente in scheibenförmige Stücke, welche in von Gasblasen durchsetztem Schleime die Samen umschliessen. Die Scheiben schwimmen auf der Oberfläche des Wassers weiter, und erst nach längerem Treiben verschleimen sie so weit, dass sie die schweren Samen entlassen, welche, zu Boden sinkend, an Ort und Stelle keimen.

Auf zweierlei Weise wirken Thiere bei der Verbreitung von Samen und Früchten mit; es heften sich die Samen und Früchte durch klebrige Ausscheidungen, Stacheln, Borsten oder auf andere Weise den Thieren äusserlich an und werden durch diese verschleppt, oder die Früchte werden von den Thieren verzehrt und die Samen durch die Excremente abgegeben.

Klebrige Früchte kommen bei mehreren Compositen und Labiaten (z. B. *Ocymum basilicum*) vor, weitaus häufiger aber mit hakenförmigen und borstigen Anhängen versehene. Es sei hier nur an die Früchte von *Xanthium spinosum*, *Galium Aparine*, *Echinospermum*, *Medicago minima Desr.* erinnert. (Die letzteren sind die in roher Schafwolle häufig vorkommenden und aus dieser nur schwer zu entfernenden „Wollläuse".) Derartige Früchte werden begreiflicherweise durch Thiere oft und reichlich verbreitet.

Es sind hauptsächlich Vögel, welche als Verbreiter der Samen fungiren. Entweder werden die Samen mit dem Gewölle oder mit den Excrementen ausgeworfen, oder sie bleiben am Federkleide, an den Schwimmhäuten der Füsse etc. haften. Durch die Fäces der Thiere werden selbstverständlich solche Samen verbreitet, welche, mit harten Schalen versehen, im Innern fleischiger Früchte enthalten sind. Von einem Teich in den anderen, überhaupt von Gewässer zu Gewässer werden die Wasserpflanzen gewöhnlich auf keine andere Weise als durch Sumpf- und Wasservögel verbreitet.

Das Vorkommen von Beerensträuchern (*Sambucus* etc.) auf altem Gemäuer, auf hohen freistehenden Felsen ist auf die Verschleppung der Samen durch Vögel zurückzuführen.

Die Keimfähigkeit der durch den Darm der Thiere gegangenen Samen wird in der Regel nicht beeinträchtigt; ja es liegen Beobachtungen vor, welche vermuthen lassen, dass die Keimung der durch den Darm der Thiere gegangenen Samen begünstigt wird (Hildebrand, Kerner).

Auch Fortpflanzungszellen von Kryptogamen werden manchmal durch Thiere verbreitet. So ist es beispielsweise schon seit längerer Zeit bekannt, dass die Conidien der *Sphacelia*-Form des Mutterkornpilzes durch Insecten von einer Blüthenähre auf die andere übertragen werden (s. Bd. II, p. 127). Die Anlockung der Insecten geschieht durch den Geruch der *Sphacelia* und durch die süssliche Flüssigkeit, welche ihr Mycelium ausscheidet. Die

Klebrigkeit der Conidien bedingt deren lose, die Uebertragung nicht ausschliessende Anheftung an die Beine und andere Körpertheile der Insecten. In neuerer Zeit wurde die Verbreitung der *Phallus*-Sporen durch Aasfliegen, welche, durch den aasartigen Geruch und durch den Zuckergehalt der Gleba dieser Pilze angelockt, die zerfliessenden Fruchtkörper derselben aufsuchen, constatirt [117]).

Zu den Verbreitungsmitteln der Sporen und Samen gehören auch jene Sporangien und Früchte, welche die Fähigkeit haben, sich plötzlich unter Abschleuderung der Sporen oder Samen zu öffnen. So werden die Sporen der meisten Lebermoose und die der Equiseten unter Mitwirkung der Elateren (s. Bd. II, p. 218 und 225), die Samen der Balsaminen (*Impatiens noli tangere* und *I. Balsamina*), der Spritzgurke (*Momordica Elaterium*) beim Oeffnen der Früchte ausgeschleudert. Eine merkwürdige Schleudervorrichtung ist bei *Montia minor* constatirt worden. Es rollen sich die Klappen der Kapseln nach innen, und etwa 10 Minuten nach dem Aufspringen der Kapsel werden die Samen 50—200 *cm* weit weggeschleudert [118]).

Die Vortheile der Verbreitung der Sporen und Samen für die Vegetation liegen auf der Hand. Würden die Tausende von Samen, welche manche Pflanze erzeugt, in der Nähe der Stammpflanze niederfallen, so müsste die Mehrzahl der aufkeimenden Pflänzchen durch einige wenige sich kräftig entwickelnde Individuen verdrängt werden, denn es gebräche in der Nähe der Mutterpflanze an Raum für die Entwicklung zahlreicher Nachkommen. Durch die Entwicklung der Nachkommen unter neuen klimatischen und Bodenverhältnissen erwachsen mehrfache Vortheile: erstlich weil bei weiter Verbreitung der Samen manche Keimlinge auf einen Boden gelangen oder unter klimatische Verhältnisse gerathen, welche an und für sich ihrer Weiterentwicklung förderlicher sind als diejenigen, unter welchen die Mutterpflanze sich befand, zweitens weil ein Wechsel der äusseren Vegetationsbedingungen auf die meisten Pflanzen und überhaupt Organismen von günstiger Wirkung ist.

XII. Capitel.

Reproduction.

Unter Reproduction verstehen bekanntlich die Zoologen die Wiedererzeugung verloren gegangener Organe oder Theile

eines Thieres, welche sich bis zur Theilbarkeit des betreffenden Organismus steigern kann. Am bekanntesten ist Trembley's Entdeckung der Theilbarkeit der Polypen (1774), die Theilbarkeit der Würmer, die Neubildung von abgeschnittenen Fühlern bei Schnecken und von abgetrennten Scheeren bei Krebsen. Der Grad der Reproductionsfähigkeit ist bei Thieren verschieden. Im Allgemeinen findet man die Reproductionskraft desto grösser, je niederer das Thier steht. Während bei den höchsten Thieren kein Organ reproducirt werden kann und die Reproductionskraft auf Zell- und Gewebebildung beschränkt bleibt, können bei Thieren niederer Organisation, wie aus obigen Beispielen hervorgeht, ganze Organe neugebildet werden. Die Theilbarkeit der Würmer ist im Vergleiche zu den viel tiefer stehenden Polypen begrenzt; denn während die Würmer sich nur aus transversal geschnittenen Theilen regeneriren, lässt sich eine Hydra sowohl transversal, als longitudinal theilen, und jeder solcher Theil hat die Fähigkeit, sich zu einer Hydra zu ergänzen, sich neu zu individualisiren.

Auch im Pflanzenreiche ist die Reproductionsfähigkeit eine weitverbreitete Erscheinung. Wird der Kopf einer Wurzel von *Taraxacum officinale* abgeschnitten, so erzeugen sich vom Cambialringe her zahlreiche Laubtriebe [119]). Von den übrigen Theilen losgetrennte Wurzeln von *Ajuga reptans* erhalten sich lange lebend im Boden und erzeugen manchmal Laubtriebe [120]). Aehnlich so verhält sich *Potentilla anserina* und gewiss auch zahlreiche andere Pflanzen.

Man wird wohl nicht anstehen, die Entstehung von Wurzeln an abgeschnittenen Sprossen als Reproduction anzusehen, wenn auch hier die Bildung eines Organes erfolgt, welches früher nicht vorhanden war. Das Wesentliche der Reproduction liegt wohl in der Fähigkeit des Organismus, sich nach Verlust eines nothwendigen Organs neu zu individualisiren.

Diese Fähigkeit der Theile der Pflanzen, sich nach erfolgter Schädigung neu zu individualisiren, spielt im Gewächsreiche eine grosse Rolle und reicht von der untersten bis auf die höchste Stufe der Organisation. So umkleiden sich aus *Vaucheria*-Schläuchen herausgetretene Protoplasmaballen mit Zellhäuten, und jede auf diese Weise neugebildete Zelle ist befähigt, den ganzen Entwicklungsgang einer *Vaucheria* durchzumachen. Verletzt man an Vaucherien, *Mucor* oder verwandten Algen, beziehungsweise

Pilzen die Zellmembran, so regenerirt sich dieselbe vom Protoplasma aus. Stücke von Pilzmycelien, von Algenfäden reproduciren den betreffenden Pilz, beziehungsweise die Alge (s. Bd. II, p. 93). Algen, welche ihren Thallus in blatt-, stengel- und wurzelartige Theile gliedern, vermögen jeden dieser Theile aus den anderen zu erzeugen. Wird beispielsweise ein „Blatt“ der *Caulerpa* von dem ganzen Algenkörper losgetrennt, so entstehen neue „Wurzeln“ und „Rhizome“, erstere gewöhnlich weiter vom Wundrande entfernt, letztere näher demselben [121]. Bekanntlich kann die Vermehrung vieler Culturgewächse durch Sprosse (Stecklinge), Blätter und Wurzeln vorgenommen werden (s. hierüber Bd. II, p. 97 ffd.).

Fig. 38.

Ein Stück eines Weidenzweiges, bei Lichtabschluss aufrecht aufgehängt und unter günstige Vegetationsbedingungen gebracht. *a* Kopfende (Spitze), *b* Fussende (Basis) des Zweiges. An der Ringelungsstelle *b a* entstehen über *b* (die Ringgrenze *b* entspricht dem Fussende) Wurzeln, unterhalb *a* (die Ringgrenze *a* entspricht dem Kopfende des Zweiges) ein Spross. (Nach Vöchting.)

Von hohem Interesse ist die namentlich durch die Untersuchungen von Vöchting (1878) festgestellte Thatsache, dass Stamm und Wurzel an ihrer Spitze morphologisch gleiche, an ihrer Basis morphologisch ungleiche Organe hervorbringen. Wird nämlich ein Stammtheil unter günstigen Vegetationsbedingungen (im feuchten Raume, in genügender Wärme etc.) irgendwie, z. B. aufrecht oder umgekehrt oder horizontal aufgestellt, so entwickeln sich stets an jenem Theile, welcher der Zweigspitze zugekehrt ist, Laubknospen, am entgegengesetzten Ende Wurzeln (Fig. 39 und 41). Analog verhält sich die Wurzel, worüber schon oben ein auf *Taraxacum officinalis* bezugnehmendes Beispiel angeführt wurde. Ringelt man Stammstücke, so gehen aus dem gegen die Stammspitze gekehrten Wundrand Knospen, aus dem entgegengesetzten Wurzeln hervor (s. Fig. 38). Reproductionsfähige Blätter erzeugen bei jeder beliebig gewählten Lage die Wurzeln nur am Fussende (Fig. 40). Ein mit Spross- und Wurzelanlagen bereits versehenes Sprossstück entwickelt selbst bei umgekehrter Aufstellung an seinem Kopfende reichlicher Sprosse, an seinem Fussende reichlicher Wurzeln (Fig 41).

Es ist versucht worden, diese merkwürdige Gesetzmässigkeit im Reproductionsvermögen der Pflanzenorgane zu erklären.

Vöchting[122]) nimmt zu diesem Behufe die Erblichkeit zu Hilfe: er betrachtet jeden reproductionsfähigen Theil eines Stengels etc. ausgerüstet mit einer erblich festgehaltenen Polarität.

Fig. 39.

Ein Zweigstück von *Heterocentron diversifolium*, unter günstigen Vegetationsbedingungen horizontal aufgehängt. Kopfende des Zweigstückes (Spitze) bei *S*, Fussende (Basis) bei *b*. Nur bei *b* kommen die Wurzeln hervor. (Nach Vöchting.)

Sachs[123]) sucht die Ansicht zu begründen, dass in jedem reproductionsfähigen Pflanzentheile sich spross- und wurzelbildende Stoffe vorfinden, welche nach bestimmten Orten hinwandern und daselbst zur Erzeugung von Sprossen, beziehungsweise Wurzeln führen.

Fig. 40.

Blattstücke von *Heterocentron diversifolium*. *A* verkehrt, *B* aufrecht in die Erde gesetzt. In beiden Fällen kommen die Wurzeln am basalen Theile hervor. (Nach Vöchting.)

Ueber die Natur dieser Stoffe ist von Sachs nichts angegeben worden, und auch die Wanderung dieser fraglichen Stoffe ist einstweilen noch hypothetisch. Während Sachs die Qualität der Stoffe als die Veranlassung der Spross- und Wurzelbildung ansieht, sind es nach Areschoug[124]) die gleichen, nämlich die plastischen Stoffe überhaupt, welche zur Reproduction von Sprossen und Wurzeln führen, nur soll die Quantität dieser plastischen Stoffe darüber entscheiden, ob an der verletzten Stelle Sprosse oder Wurzeln gebildet werden. Areschoug geht

nämlich von der An[illegible] es
weniger plastische [illegible] ler
Sprosse, und folge[illegible] nt-
schen Stoffe in de[illegible] ein
einen [illegible] zur [illegible] ch
führen müsse[illegible] ner
[illegible] are

[illegible] hs,
[illegible] ich
[illegible] elt,
[illegible] ibt,
[illegible] ich
[illegible] ler
[illegible] em
[illegible] de

[illegible]

werden, wenn sie noch die Fähigkeit haben, ein Folgemeristem zu bilden, durch ein Narbengewebe (Wundholz, Wundkork etc.) ersetzt.

XIII. Capitel.

Lebensdauer.

Einzellige Organismen (niederste Algen und Pilze) haben eine kurze Lebensdauer; in wenigen Stunden oder Tagen vollziehen sich jene Organisationsprocesse, welche zur Fortpflanzung führen. Dabei kann das Mutterindividuum zugrunde gehen oder ohne jeden todten Rest in seinen Theilen fortbestehen. Auch dafür bietet die Hefe wie in so vielen anderen früher angeführten Fällen ein ausgezeichnetes Beispiel. Durch Sprossung entstehen neue Hefezellen, ohne dass die Mutterzelle zu leben aufhört, ohne dass sie die Fähigkeit verliert, neu zu sprossen. Bildet sie hingegen Brutzellen, so wird die Membran der Mutterzelle zerstört, letztere geht als Individuum zugrunde, während die Brutzellen sich weiterentwickeln und entweder durch Sprossung oder Brutzellenbildung vermehren. Will man eine durch Theilung (Sprossung) sich fortpflanzende Hefezelle oder einen Spaltpilz, der sich mitten durch in zwei neue Zellen theilt, von denen jede die Eigenthümlichkeiten der Mutterzelle ererbt hat, als einen Organismus von unbegrenzter Lebensdauer bezeichnen, so ist dagegen wohl nichts einzuwenden.

Pflanzen, deren das Laub tragende Axen sich nicht verzweigen, und die mit Blüthen abschliessen, also die einaxigen Pflanzen (s. Bd. II, p. 31), haben stets eine begrenzte Dauer. Mit der Samenreife hört das Leben auf. Ephemere und annuelle einaxige Pflanzen, wie *Myosurus minimus*, *Saxifraga tridactylites*, wickeln ihr Leben innerhalb weniger Wochen ab, während die sogenannte hundertjährige Aloë, *Agave americana*, je nach den Vegetationsbedingungen fünf (tropisches Amerika), sieben bis acht (Canaren) oder bis 50 Jahre (in unseren Gewächshäusern) lebt [126].

Die mehraxigen einjährigen Gewächse beenden gleichfalls mit der Samenreife ihr Leben, und es ist naheliegend, anzunehmen, dass der starke Verbrauch von für das Blühen und zur Fruchtbildung — beziehungsweise Sporenbildung — erforder-

lichen plastischen Stoffen die Ursache des Lebensabschlusses dieser Gewächse bildet. Entfernt man die Blüthenknospen annueller Pflanzen, so kommen häufig die axillären Laubsprosse zur Entwicklung, der Stamm erstarkt, und die Pflanze kann, wenn ein Interfascicularcambium vorhanden ist oder entsteht, auch durch mehrere Jahre vegetiren (Bd. I, 2. Aufl., p. 146). Die Gärtner erziehen auf diese Weise mehrjährige bäumchenartige Exemplare von *Reseda odorata.*

Zweijährig wird, wie wir gesehen haben, ein Gewächs, wenn es in einer Vegetationsperiode keimt und ein gewöhnlich nur wenig entwickeltes Spross- und Wurzelsystem entwickelt, überwintert und in der nächsten Vegetationsperiode weitertreibt, blüht und fruchtet. Mit der Samenreife erlischt das Leben auch dieser Gewächse. Ein und dieselbe Pflanzenart kann ein- oder zweijährig sein; so z. B. manche unserer Cerealien, je nachdem sie im Herbste oder Frühlinge gesäet werden. Viele wildwachsende Pflanzen sind ausschliesslich zweijährig *).

Zahlreiche Gewächse dauern mit ihrem unterirdischen Stamme (Rhizom) aus, während die oberirdischen Triebe, durch Blühen und Fruchten erschöpft, schon in der ersten Vegetationsepoche absterben, wie z. B. unter den Phanerogamen *Aconitum* und *Paeonia,* unter den Kryptogamen viele Farne und Equiseten.

Endlich ist noch der Holzgewächse zu gedenken, welche mit ihrem oberirdischen Stamme und der Wurzel ausdauern und sich alljährlich weiterverzweigen. Wenn nicht sehr frühzeitiges Blühen das Gewächs einem baldigen Ende zuführt (Baumkeimlinge, welche in Samenbeeten schon in den ersten Lebensjahren blühen, gehen nach der Samenreife zugrunde), so dauern diese Gewächse sehr lange aus, sie besitzen als polypenstockartige Colonien (Individuencomplexe) gewissermassen eine unbegrenzte Dauer und gehen zumeist infolge äusserer Einwirkungen, durch Stürme, Blitzschlag etc., zugrunde.

Man kennt zahlreiche Bäume von hohem Alter: tausendjährige Eichen und Linden, dreitausendjährige Eiben (zu Braburn in Kent); der Drachenblutbaum auf Teneriffa (Fig. 42), welcher im Jahre 1869 einem Sturme erlag, wurde auf 6000 Jahre geschätzt. Nicht nur baumartige Gewächse, auch Moose können

*) Vergl. oben, Cap. II und V.

unter Umständen ein hohes Alter erreichen und unbegrenzt weiterwachsen, z. B. jene *Gymnostomum*-Arten, welche durch Ueberrieselung mit kalkreichem Quellwasser eine Incrustation der unteren Theile durch kohlensauren Kalk erfahren und so beim

Fig. 42.

Der Drachenblutbaum von Orotova (auf Teneriffa). (Nach einer Originalzeichnung von J. Selleny.)

Aufbau von Tuffen mitwirken. Die incrustirten Theile sterben ab, während das Moos am Gipfel durch Jahrhunderte, nach einigen wohlbegründeten Schätzungen sogar nach Jahrtausenden weiterwächst [127]).

Die Theile (Organe, Gewebe, Zellen) einer lebenden Pflanze oder eines lebenden Pflanzenstockes sind nicht immer lebend.

Es sterben beispielsweise an Holzgewächsen regelmässig bestimmte Organe, Gewebe und Zellen ab; es können sich auch lebende Organe loslösen (Samen, Brutknospen und andere Reproductionsorgane); indess auch andere Organe, die mit der Fortpflanzung der Gewächse nichts zu thun haben, z. B. Blätter, die entweder in lebenskräftigem Zustande, oder, was häufiger der Fall ist, abgestorben sich vom Stamme lösen*).

Abgestorbene Organe bleiben in manchen Fällen an lebenden Gewächsen zurück, z. B. die zu Stacheln gewordenen Nebenblätter der *Robinia Pseudoacacia.* Wie diese, können auch todte Gewebe an dem lebenden Pflanzenstocke zurückbleiben und für den Gesammtorganismus sich noch nützlich erweisen, wie das Periderm oder das Kernholz der Stämme, worunter man ja bekanntlich den abgestorbenen Theil des Holzes eines lebenden Baumes versteht (Bd. I, 2. Aufl., p. 163).

Dass sich gewisse Zellen eines ausdauernden Pflanzenstockes, z. B. eines Baumes, von einer Vegetationsperiode zur anderen, also durch die Zeit der Vegetationsruhe, lebend erhalten müssen, ist selbstverständlich. So an Holzgewächsen das Cambium und die Meristeme der Stamm- und Wurzelvegetationsspitze. Die Lebensverhältnisse solcher Gewächse können es mit sich bringen, dass ausser den genannten Meristemen, aus welchen ja in der nächsten Vegetationsperiode die Organe des betreffenden Pflanzenstockes hervorgehen, noch andere Elemente am Leben bleiben müssen. Da das jährlich gebildete Holz nicht ausreicht, um die für die nächstjährige Vegetationsepoche erforderliche Menge von Stärke aufzuspeichern, so müssen jene Zellen des älteren Holzes, welche zur Ansammlung der Reservestoffe dienen (Markstrahlen- oder nebenher auch Holzparenchymzellen), lebend bleiben, da die Organisation der als Reservestoff dienenden Stärke nur unter Mitwirkung lebenden Protoplasmas vorsichgehen kann. Es ist auch in neuerer Zeit thatsächlich nachgewiesen worden, dass die Markstrahlenzellen mancher Bäume ein Lebensalter von 50 Jahren und mehr erreichen können[128]. Auch vieljährige lebend gebliebene Holzparenchymzellen und Thyllen, welch' letztere nach neueren Untersuchungen gleichfalls zur Ansammlung von Reservestärke dienen[129], wurden beobachtet.

Hingegen erscheint es von vornherein plausibel, dass histologische Elemente, welche, wie Peridermzellen oder Bastfasern,

*) Vergl. bei Laubfall.

nur einer einfachen physikalischen Function dienen, auch im abgestorbenen Zustande dem Gesammtorganismus genügende Dienste leisten. Die bisher untersuchten Peridermelemente sind durchwegs als abgestorben befunden worden; hingegen wurde merkwürdigerweise in neuester Zeit constatirt, dass Bastzellen ein höheres Lebensalter erreichen können. So fand man beispielsweise im Stamme des Oleanders zwölfjährige lebende Bastzellen, also Elemente, welche, so weit bekannt, keine andere Aufgabe im Organismus haben, als der Festigkeit zu dienen, die aber doch durch mehrere Jahre ihr Protoplasma lebensfähig erhalten, so dass es befähigt ist, auch im vorgerückten Lebensalter neue Zellhautschichten zu entwickeln [130]).

Wenn wir die mitgetheilten Thatsachen überblicken, um aus derselben eine causale Erklärung der Lebensdauer, oder, was ja daselbe ist, eine Erklärung des Todes abzuleiten, so treten uns vor Allem zwei hiezu geeignete Kategorien von Erscheinungen entgegen: die unbegrenzte geschlechtlose Fortpflanzung und der retardirende Einfluss, den die Befruchtung auf die Lebensdauer ausübt.

Wie die Hefe und die Spaltpilze sich unaufhörlich fortpflanzen können, ohne dass mit fortschreitender Individualisirung nothwendigerweise der Tod der Pflanze verbunden wäre, so sehen wir bis zu den höchsten Pflanzen hinauf, bis zu den dicotylen Bäumen, das Leben durch Wachsthum sich fortsetzen, falls nur die nöthige Menge plastischer Stoffe zur Neubildung vorhanden ist. Theoretisch gibt es gar kein natürliches Lebensende eines Baumes, seine vegetative Sprossung geht unaufhörlich weiter, und nur secundäre, zumeist äussere Einflüsse oder infolge höheren Alters allzu grosse Länge oder zu geringe Breite der Leitungsbahn für Wasser etc. führen den Tod eines Baumes herbei.

Niederste Pflanzen, welche nur ungeschlechtlich durch einfache Theilung sich fortpflanzen, führen ein unbegrenztes Leben; ihr Tod hat immer nur äussere Ursachen. Bei höheren Pflanzen aber führt das Blühen oder, allgemein gesagt, der Befruchtungsvorgang eine Einschränkung oder geradezu die Begrenzung des Lebens herbei.

Mit dem Blühen sterben die Ephemeren und Annuellen ab; aber selbst die zu baumartiger Entwicklung befähigten Gewächse können, wie wir gesehen haben, infolge frühzeitigen Blühens und Fruchtens absterben. Hintanhaltung des Blühens durch Steigerung

der Feuchtigkeit, Herabsetzung der Beleuchtung oder durch Entfernung der Blüthenanlagen fördern hingegen die vegetative Thätigkeit und führen zur Verlängerung des Lebens.

Man kann die Thatsache, dass Steigerung der Geschlechtsfunction die Lebensdauer verkürze, in zweierlei Weise deuten. Entweder kann man annehmen, dass durch das Blühen und Fruchten die zur weiteren Vegetation erforderlichen plastischen Stoffe so stark in Anspruch genommen werden, dass das Individuum (oder der Stock) in seiner weiteren Entwicklung gefährdet ist (frühreife Bäume) oder sich überhaupt nicht mehr weiterentwickeln kann (Ephemere, Annuelle, Bienne, Blüthentriebe der Perennen etc.); oder man kann annehmen, dass bei höheren, sich geschlechtlich vermehrenden Gewächsen der Neubildung des Keimplasma (der Geschlechtszellen) eine Grenze gesetzt ist [131]).

Wie dem auch sei, wir sehen die Continuität des Lebens bei den sich geschlechtlich fortpflanzenden Gewächsen im äussersten Falle auf die Geschlechtszellen reducirt, während bei den niedersten (einzelligen) Pflanzen, wo jede Zelle ebenso der Erhaltung der Art, als der Erhaltung des Individuums dient, ein natürliches Lebensende nicht existirt, indem jedes Individuum zur Bildung neuer Individuen zumeist ohne Zurücklassung eines absterbenden Restes befähigt ist. Zwischen diesen Extremen bewegen sich die factisch im Pflanzenreiche vorkommenden Verhältnisse der Continuität des Lebens.

Dass die Dauer der Individuen einer bestimmten Art oder constanten Varietät nur innerhalb enger Grenzen schwankt, wird wohl mit Recht als eine Anpassungserscheinung gedeutet werden dürfen; die Abänderung der Zeitdauer wird nur durch die äusseren Lebensbedingungen ermöglicht. Es kann ferner nach den vorliegenden Thatsachen keinem Zweifel unterliegen, dass eine mehr oder minder starke Fixirung der Lebensdauer durch die Erblichkeit erfolgt, so zwar, dass die Individuen gewisser Arten in Bezug auf ihre Lebensdauer rasch, andere weniger leicht, nämlich erst im Laufe mehrerer Generationen abändern können. Dass thatsächlich eine Umwandlung von Annuellen in Bienne, ja sogar in ausdauernde Gewächse stattfindet, dafür sind in diesem und in früheren Capiteln Beispiele angeführt worden.

XIV. Capitel.

Vitalität.

Eine Pflanze oder zur Weiterentwicklung befähigte Pflanzenorgane, wie Samen, Sporen, ausdauernde Rhizome etc., können unter äusseren Verhältnissen, welche ihre Weiterentwicklung unmöglich machen, in Zustände übergehen, in welchen sie lebend erhalten bleiben, ohne eine merkliche Veränderung zu erleiden, so dass sie, neuerlich unter günstige Vegetationsbedingungen gerathend, sich wieder normal weiterentwickeln. Sie führen, wie man sagen kann, ein latentes Leben oder mit anderen Worten: ihre Lebensfähigkeit (Vitalität) blieb erhalten.

Spaltpilze, Hefe und ähnliche niedere Organismen wickeln, wie wir gesehen haben, ihr Leben in sehr kurzer Zeit ab, oft in wenigen Stunden. Dieselben erhalten sich aber im trockenen Zustande durch viel längere Zeit lebend. Da Hefe und andere Fermentorganismen gewöhnlich durch die Luft verbreitet werden, so ist es selbstverständlich, dass dieselben den lufttrockenen Zustand vertragen können. Die Gährfähigkeit trockener Hefe ist eine relativ sehr grosse [132]). Es ist durch directe Versuche gezeigt worden, dass lufttrockene Hefe durch acht Monate ihre Fähigkeit, die Gährung zu erregen und zu sprossen, behielt. Im Exsiccator und mit Zuhilfenahme der Luftpumpe völlig lufttrocken gemacht, bleibt die Hefe am Leben. Aehnlich wie Hefe verhalten sich bezüglich der Vitalität viele Bacterien. Fäulnissbacterien erhielten sich gleich Sporen von *Mucor* im trockenen Zustande durch vier Jahre lebend [133]).

Im trockenen Zustande bewahren auch viele Algen ihre Lebensfähigkeit. So wurde beispielsweise constatirt, dass *Chlamydococcus pluvalis*, durch fünf Jahre im trockenen Papier aufbewahrt, in's Wasser gebracht, doch noch Schwärmer entwickelt [134]).

Dass die Samen vieler Gewächse im trockenen Zustande ihre Vitalität lange bewahren, ist hinlänglich bekannt, so z. B. die Samen der Leguminosen, welche durch mehrere Decennien keimfähig bleiben. Sehr häufig findet man Angaben reproducirt, denen zufolge Samen, welche in alten, gallischen Inkagräbern und in den Katakomben der ägyptischen Pyramiden durch Jahrhunderte oder Jahrtausende gelegen, noch keimfähig befunden worden wären. Namentlich wird dies vom Mumienweizen ausgesagt. Allein

alle verlässlichen Berichte über Versuche mit Samen so hohen Alters ergaben negative Resultate. Nach directen, mit unseren Cerealien angestellten Versuchen verlieren unsere Getreidearten nach etwa einem Decennium ihr Keimvermögen, Roggen sogar schon nach zwei Jahren. Durch scharfe Austrocknung und Aufbewahrung der so behandelten Getreidekörner in gut schliessenden Gefässen lässt sich die Dauer der Keimfähigkeit noch etwas verlängern[135]). Die Samen von Weiden und Pappeln verlieren angeblich schon nach einigen Tagen, nach genauen Untersuchungen nach einigen Wochen, beziehungsweise Monaten ihre Vitalität[136]). Jedenfalls repräsentiren sie bezüglich der Keimfähigkeit, mit den Leguminosensamen verglichen, das andere Extrem.

Auch ganze Pflanzen oder fortbildungsfähige Sprosse behalten nach erfolgter Eintrocknung ihre Lebensfähigkeit. Es gilt dies namentlich für zahlreiche Moose und succulente Gewächse. Lufttrockene *Funaria hygrometrica*, welche durch sechs Wochen über Schwefelsäure aufbewahrt wurde, also noch eine weitere Herabsetzung ihres Gehaltes am hygroskopischen Wasser erfuhr, blieb am Leben und entwickelte sich nach Zufuhr von Wasser wieder normal weiter. Aehnlich so verhielten sich Rasen von *Bryum caespitosum*, welche, nachdem sie den lufttrockenen Zustand erreicht hatten, durch zehn Monate im Exsiccator aufbewahrt wurden[137]).

Wie Entziehung des Wassers, so können unter passenden Verhältnissen manche Organismen sehr hohe und sehr niedere Temperaturen ertragen. Es gilt dies namentlich von solchen pflanzlichen Gebilden, welche ihre Vitalität im ausgetrockneten Zustande bewahren, also von Samen, Sporen, vielen einzelligen Pilzen und Algen. Trockene Hefe erträgt Temperaturen von 60 bis 70° unbeschadet; auf 100° C. erhitzt, geht nur ein Theil der Zellen zugrunde, ein anderer, kleinerer Theil erhält sich lebend. Viel höhere Temperaturen ertragen die Sporen von *Penicillium glaucum*[138]). Die Samen vieler Pflanzen lassen sich, unbeschadet ihrer Keimkraft, auf 100° erhitzen. Im trockenen Zustande ertragen sie die niedrigsten Temperaturen, welche man in den bezüglichen Experimenten in Anwendung brachte (—120°)[139]). Es scheint, dass auch die oben genannten Moose und Succulenten, überhaupt alle jene Pflanzen und Pflanzenorgane, welche im ausgetrockneten Zustande lebensfähig bleiben, hohe und niedere

Temperaturen zu ertragen befähigt sind. Doch fehlen nach dieser Richtung noch die experimentellen Belege.

Es gibt nur wenige Pflanzen, welche im Besitze des zum Leben erforderlichen Wassergehaltes bei constant hoher oder niederer Temperatur normal weiterleben, so z. B. die Algen, welche heisse Quellen bewohnen oder manche hochnordische Algen [140]). Hingegen ertragen die unter normalen Verhältnissen mittlerer Temperatur ausgesetzten Pflanzen und Pflanzenorgane nur selten sehr hohe oder sehr niedere Temperatur. Als Beispiele seien genannt frische, wasserreiche Hefe, welche, zum Gefrieren gebracht und später aufthauen gelassen wurde, nicht völlig getödtet ist; ein Theil der Zellen erhielt sich lebensfähig, so dass mit einer solchen Hefe noch Gährung eingeleitet werden kann [141]). Manche Bacteriaceen (z. B. *Bacterium subtilis*) überleben im wasserhältigen Zustande nicht nur die Siedehitze, sie keimen nach einer solchen Vorbehandlung sogar noch rascher [142]); hingegen werden in Zuckerlösung befindliche Hefezellen schon bei 66 bis 69° C. getödtet [143]).

Dass auch höhere Pflanzen, nachdem ihre Vegetationsorgane durch Gefrieren hart und spröde geworden sind, nach dem Aufthauen lebend bleiben, ist durch viele Zeugnisse erhärtet, übrigens bezüglich der wintergrünen Gewächse auch schon aus dem täglichen Leben bekannt. In allen diesen Fällen bewahren die gefrorenen Pflanzen oder Pflanzentheile ihre Vitalität während der Winterruhe. Da an der Baumgrenze die Winterruhe oft beträchtlich länger währt als die Vegetationszeit, so lässt sich vermuthen, dass gefrorene Pflanzentheile auch noch durch längere Zeiträume ihre Vitalität zu bewahren befähigt sind. Es liegt in dieser Hinsicht eine wohlverbürgte interessante Thatsache vor. H. v. Mohl berichtet nämlich über Beobachtungen von Charpentier, denen zufolge Pflanzen, welche durch mindestens vier Jahre von Gletschereis bedeckt waren, nach dem Rückgang des Gletschers sich weiterentwickelten. Diese lange Ausdauer der Lebensfähigkeit wurde an folgenden Pflanzen beobachtet: *Trifolium alpinum* und *caespitosum*, *Geum montanum*, *Cerastium latifolium* etc. [144]).

Die hier mitgetheilten Fälle von Vitalität beruhen offenbar auf dem Eintritt von Ruhezuständen des Protoplasma, welche entweder durch Entzug von Wasser, oder durch Temperaturen hervorgerufen wurde, bei welchen das Protoplasma noch nicht

getödtet wurde, aber seine Function eingestellt hat. Ob hiebei ein absoluter Stillstand aller Lebensfunctionen stattgefunden hat oder diese Functionen blos auf ein äusserstes Minimum reducirt wurden („*vita minima*“), soll nicht entschieden werden, da alle Anhaltspunkte zu einer sicheren Entscheidung dieser Alternative fehlen; doch scheint es von vornherein nicht unmöglich, dass ein Organismus zeitweilig infolge Entzuges aller Lebensbedingungen völlig functionslos, also leblos wird und nach Eintritt der erforderlichen Lebensbedingungen seine Functionen wieder aufnimmt, also eine Wiederbelebung, eine Anabiose sich einstellt.

Auch im Thierreiche kennt man zahlreiche Fälle von analogen Vitalitätserscheinungen, die auch in der Regel auf Entzug von Wasser oder von Wärme zurückzuführen sind. Hartgefrorene Fische und Frösche erwachen durch Erwärmung, eingetrocknete Rotiferen, Anguillulinen durch Zufuhr von Wasser zum Leben, wenn der Zustand des latenten Lebens oder, wie dieser Zustand von den Zoologen lieber genannt wird: die *vita minima,* nicht zu lange gewährt hat.

Es wird angegeben, dass das Leben mancher Thiere auch durch Nahrungs- und Luftentzug zu vollkommenem Stillstand gebracht werden kann. Aus dem Pflanzenreiche sind derartige Fälle des Lebensstillstandes nicht bekannt; der Eintritt des latenten Lebens ist hier immer nur auf Wasserentzug oder auf Temperatureinflüsse zurückzuführen, wodurch die Functionen des Protoplasma des betreffenden Organismus sistirt werden.

Viele Vitalitätserscheinungen stellen sich deutlich genug als Anpassungsformen dar. Damit ist natürlich die Vitalität nicht erklärt. Es ist auch nichts Anderes als eine Umschreibung, wenn man aus den verschiedenen Graden der Sensibilität und Resistenzfähigkeit des Protoplasma den verschiedenen Grad der Lebensfähigkeit der Organismen abzuleiten versucht. Ueber diesen Grad der Resistenz gegenüber äusseren Angriffen existiren zahlreiche Beobachtungen, von denen einige hier genannt seien. Das Plasma von *Sphaeroplea* verträgt nicht den geringsten mechanischen Angriff, hingegen bleibt das Plasma von *Vaucheria* noch längere Zeit lebend, wenn es aus der Zelle herausgedrückt wird. Die Resistenzfähigkeit der Hefe nimmt bei niederer Temperatur zu, bei höherer ab und erweist sich selbst der Blausäure gegenüber als sehr beträchtlich [145]). Aus dem Verhalten der Hefe bei verschiedenen

Temperaturen ersieht man deutlich, wie übrigens aus zahlreichen anderen bekannten Thatsachen, dass äussere Einflüsse den Grad der Resistenzfähigkeit des Protoplasma zu steigern vermögen; bevor aber die chemischen oder physikalischen Veränderungen, durch welche sich das resistent gewordene Protoplasma von dem normalen unterscheidet, nicht aufgedeckt sind, kann von einer befriedigenden Erklärung der Vitalität nicht die Rede sein.

Zweiter Abschnitt.

Die biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung.

Ein tieferes Verständniss der Fortpflanzungsvorgänge lässt sich nur durch vereinigte morphologische, physiologische und biologische Studien erzielen. Die Morphologie führt zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung der Fortpflanzungsorgane. Dieser Gegenstand ist bereits im organographischen Theile (Bd. II, Zeugungsorgane, p. 96 ffd.) vorgeführt worden. Auf die Function der Fortpflanzungsorgane konnte dort zum grossen Theile nur vorbereitend hingewiesen werden. Der Physiologie fällt zunächst die Aufgabe zu, die äusseren Bedingungen, unter welchen die Fortpflanzung stattfindet, festzustellen und die den Fortpflanzungsact begleitenden Erscheinungen, z. B. die verstärkte Athmung, Temperaturserhöhung etc., aufzufinden und mechanisch, d. i. physikalisch, beziehungsweise chemisch zu erklären. In ihrem Arbeitsfelde wäre es auch gelegen, die mechanischen Processe, welche die Befruchtung bedingen und zur Embryoanlage führen, nachzuweisen, Probleme, deren Lösung aber wegen derzeit unbesiegbar erscheinender Schwierigkeiten noch gar nicht in Angriff genommen werden konnte. Es treten uns die Fortpflanzungserscheinungen derzeit noch ganz und gar als vitalistische Phänomene entgegen, fallen deshalb noch gleich den verwickelten Beziehungen der Geschlechtspflanzen zur Aussenwelt, besonders zu Insecten und anderen die Befruchtung begünstigenden oder geradezu vermittelnden Vehikeln in das Gebiet der Biologie.

Am genauesten kennt man die auf die geschlechtliche Fortpflanzung bezugnehmenden biologischen Verhältnisse der Blüthenpflanzen; die nachfolgende Darstellung wird sich auch fast nur mit diesen beschäftigen. Aus dem überreichen, in den letzten Decennien zu Tage geförderten, zum grossen Theile noch nicht

ausgereiften Beobachtungsmateriale kann hier nur das Allerwichtigste hervorgehoben werden: aus dem Gesicherten nur dasjenige, was von principieller Bedeutung und allgemeinerem Interesse erscheint. —

I. Capitel.

Vertheilung der Geschlechtsorgane.

Betrachtet man die Vertheilung der Geschlechtsorgane der Pflanzen, so ergeben sich im Grossen und Ganzen drei typische, schon in der Organographie charakterisirte Hauptfälle: 1. Monoecie, 2. Dioecie, 3. Hermaphroditismus.

Bei den Monoecisten und Dioecisten kommen eingeschlechtige (dicline), bei den Hermaphroditen zweigeschlechtige (monocline) Blüthen vor. Die Monoecisten führen auf demselben Stocke männliche und weibliche Blüthen; bei den Dioecisten kommen männliche und weibliche Blüthen auf verschiedenen Stöcken vor.

Ob diejenigen Blüthen, in welchen sowohl männliche, als weibliche Befruchtungsorgane auftreten und die deshalb, vom morphologischen Standpunkte betrachtet, Zwitter sind, auch in biologischer Beziehung als solche betrachtet werden können, geht aus der Betrachtung des Blüthenbaues noch nicht hervor, dies kann nur die Beobachtung lehren, indem sie die Befruchtung und deren Resultate verfolgt. Man hat früher die monoclinen Blüthen, ohne sich jedoch auf Experimente oder überhaupt Beobachtungen berufen zu können, für Hermaphroditen im biologischen Sinne gehalten; aber von Ch. K. Sprengel (1793), ferner nach langer Pause von Darwin (1858 bis 1862) und hierauf von zahlreichen anderen Naturforschern ist gezeigt worden, dass bei Zwitterpflanzen die Selbstbefruchtung weitaus seltener ist, als die Befruchtung einer Blüthe durch den Pollen einer anderen Blüthe derselben Art. Auch kann in vielen Fällen schon durch eine genaue morphologische Prüfung bewiesen werden, dass viele, Androeceum und Gynaeceum enthaltende Blüthen, biologisch genommen, eingeschlechtig sind, indem entweder nur die männlichen, oder nur die weiblichen Befruchtungsorgane der Zwitterblüthe vollständig ausgebildet sind, oder, wie bei den Orchideen, die gegenseitige Lage der Geschlechtstheile eine Belegung der Narbe durch den Pollen derselben Blüthe unmöglich macht.

Da die niedrigsten Geschlechtspflanzen (Kryptogamen), ferner die niederen Phanerogamen (Gymnospermen) gewöhnlich Monoecisten oder Dioecisten, die meisten höheren Phanerogamen (Angiospermen) hingegen Hermaphroditen sind, so kann die Richtigkeit der Annahme, dass die Eingeschlechtigkeit der Blüthen eine tiefere Entwicklungsstufe bezeichnet und aus getrenntgeschlechtigen Pflanzen sich Zwitterblüthige entwickelt haben, wohl nicht bezweifelt werden.

Die Formen der Pflanzenwelt entwickeln sich aber, wie im nächsten Abschnitt näher gezeigt werden soll, nicht nur in fortschreitender, sondern zum Theile auch in rückschreitender Richtung. Aus monoecischen und dioecischen Gewächsen haben sich im Laufe der höheren Entwicklung der Pflanzenwelt hermaphroditische Gewächse hervorgebildet; aus letzteren aber wurden durch rückschreitende Umwandlung wieder Monoecisten oder Dioecisten oder endlich Formen gebildet, welche zwischen ein- und zweigeschlechtigen Pflanzen die Mitte halten. Zu diesen Zwischenbildungen zählen zunächst die sogenannten polygamischen Gewächse.

Linné verstand unter polygamischen Gewächsen diejenigen, welche auf ein und demselben Stocke ein- und zweigeschlechtige Blüthen tragen; nämlich monoecische und dioecische Gewächse, welche einzelne Zwitterblüthen führen (wie z. B. der Hanf), oder zwitterblüthige Pflanzen, welche einzelne eingeschlechtige Blüthen tragen (*Acer*). Der Begriff der Polygamie ist aber in neuerer Zeit erweitert worden durch Auffindung neuer, im Nachfolgenden charakterisirten Unterformen.

Die Erdbeere (*Fragaria vesca*) scheint ein Zwitter zu sein. Allein man hat auf einzelnen Standorten dreierlei Erdbeerstöcke gefunden: 1. Stöcke mit grossen Blüthen, normal ausgebildetem Androeceum und verkümmertem Gynaeceum (männliche Stöcke); 2. Stöcke mit kleinen Blüthen, normal ausgebildetem Gynaeceum und verkümmertem Androeceum (weibliche Stöcke); endlich 3. Stöcke mit Blüthen von mittlerer Grösse und gut entwickelten männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen (Zwitterstöcke). Hier liegt offenbar ein Uebergang von Hermaphroditismus zur Dioecie vor. Darwin bezeichnet diese Art der Geschlechtsvertheilung als Trioecie. Auch *Vitis vinifera* ist, wie weiter unten auseinandergesetzt werden soll, trioecisch.

Ein anderer Fall, der indess auch wieder auf Uebergang vom Hermaphroditismus zur Eingeschlechtigkeit beruht, ist die Gynodioecie, worunter Darwin das Auftreten weiblicher Stöcke

neben solchen, welche blos Zwitterblüthen tragen, versteht. Gynodioecisch sind: *Thymus*, *Satureja*, *Origanum*, *Salvia pratensis*, *Echium vulgare*, *Scabiosa arvensis* u. v. a.

Bildet eine Pflanze männliche neben Zwitterstöcken aus, so wird sie androdioecisch genannt. Androdioecie (Darwin) wurde z. B. bei *Dryas octopetala* beobachtet [146]).

Es wurden ferner neben der gewöhnlichen Monoecie (*Juglans*, *Corylus*, *Cucurbita Pepo*) noch folgende Unterformen derselben beobachtet: Gynomonoecie (Darwin), Andromonoecie (Darwin) und Agamonoecie (Errera, 1878) [147]), wenn auf dem monoecischen Stocke noch weibliche (z. B. *Parietaria officinalis*) oder männliche (*Veratrum album*), oder endlich geschlechtslose Blüthen (*Viburnum Opulus*) auftreten.

Heterostylie (Persoon, 1794). Es gibt Pflanzenformen, welche morphologisch mit einander vollkommen übereinstimmen, bis auf das relative Grössenverhältniss der Staubfäden und Griffel, so dass bei genauer Untersuchung manche Art oder Varietät in eine lang- und kurzgriffelige Form zerfällt. Darwin hat auf das oftmalige Vorkommen dieses Unterschiedes im Blüthenbaue aufmerksam gemacht und die betreffenden Formen als dimorphe bezeichnet. Später wurden in diesem Sinne auch trimorphe Pflanzen bekannt, z. B. *Lythrum Salicaria*. Hildebrand schlug für die Gesammtheit der Erscheinung das Wort Heterostylie vor, welches jetzt allgemein im Gebrauche steht.

Die Erscheinung der Heterostylie findet sich nur bei morphologischen Zwittern und nur bei solchen Pflanzen vor, welche auf die Befruchtung durch Insecten angewiesen sind.

Dimorphe Heterostylie kommt häufiger als trimorphe vor; erstere wurde unter Anderem bei *Primula*, *Pulmonaria*, *Hottonia*, *Fagopyrum* und *Linum*, trimorphe bei *Oxalis speciosa* und *Lythrum Salicaria* festgestellt.

Das auffälligste und allgemeinste Merkmal der Heterostylie ist die ungleiche Länge der Griffel. Die Griffel der Blüthen eines Stockes sind lang, die Griffel der Blüthen eines anderen kurz, z. B. bei *Primula* und *Pulmonaria* (s. Fig. 43). In vielen Fällen sind die Staubfäden der langgriffeligen Formen tief, die der kurzgriffeligen hoch inserirt, wie dies wieder bei *Primula* und *Pulmonaria* zu sehen ist. Stets ist aber das Lageverhältniss von Narben und Antheren dem jeweiligen Befruchtungsvorgang angepasst, wie die nachfolgenden Betrachtungen zeigen werden. Auch

die Form der Krone wird manchmal durch die Heterostylie beeinflusst, wie ein Vergleich der lang- und kurzgriffeligen Blüthen von *Pulmonaria* lehrt (Fig. 43). Die Heterostylie prägt sich auch in einer bestimmten Anpassung des Pollens an die Narbe des Pollens aus. So stehen die Narbenpapillen der langgriffeligen Form so weit von einander ab, dass sie für den Pollen der kurzgriffeligen gerade Raum bieten. Ein Gleiches gilt auch bezüglich der kurzgriffeligen Formen.

Schon diese Anpassungen an die Partner, also der langgriffeligen Form an die kurzgriffelige und vice versa lassen vermuthen, dass Kreuzung zu einem günstigeren Befruchtungsresultate als Eigenbefruchtung führen müsse, was auch die directe Beobachtung bestätigt hat. Wenn man in heterostylen Blüthen Selbstbestäubung einleitet, so werden entweder keine oder keimunfähige oder Samen gebildet, aus welchen schwächere Pflanzen hervorgehen als durch Kreuzung der Partner.

Fig. 43.

Dimorphe Heterostylie bei *Pulmonaria officinalis*. *g* Narbe des Griffels. *st* Antheren der Staubgefässe. *A* langgriffelige, *B* kurzgriffelige Form.

Die Anpassung der dimorphen Heterostylie an Insectenbefruchtung spricht sich sehr klar darin aus, dass Insecten, welche aus einer kurzgriffeligen Blüthe in eine langgriffelige kommen, den Blüthenstaub an der hoch aufragenden Narbe abstreifen. Ueberhaupt muss, weil Narben und Antheren der Partner gleich hoch stehen, jedes Insect, welches beiderlei Blüthen besucht, mit dem Blüthenstaube der langgriffeligen Form die kurzgriffelige und umgekehrt befruchten, weil das in der Blüthe nach Nectar suchende Thierchen stets die gleich situirten Stellen der Blüthen mit dem Rüssel oder einem anderen Körpertheile in Berührung bringen wird.

Complicirter gestalten sich die Verhältnisse bei trimorpher Heterostylie, z. B. bei *Lythrum Salicaria* (s. Fig. 44), wo Blüthen mit langen, mittleren und kurzen Griffeln vorkommen, von denen jede längere und kürzere Staubfäden aufweist. Die günstigsten Kreuzungen (nach Darwin „legitime“) erfolgen, wenn in den Blüthen verschiedener Individuen die Organe gleicher Länge auf einander wirken, also die kurzen Staubfäden auf die kurzen Griffel, die mittleren Staubfäden auf

Griffel mittlerer Länge, die längsten Staubfäden auf die längsten Griffel. Alle übrigen — als „illegitim“ bezeichneten — Kreuzungen liefern unfruchtbare oder geschlechtsschwache Bastarde.

Die Heterostylie führt manchmal dahin, in der einen Form die Insectenbefruchtung, in der anderen die Selbstbefruchtung zu begünstigen. Wenn nämlich in der Blüthe der einen Form die Antheren weit von der Narbe entfernt sind, so wird die Fremdbestäubung durch Insecten begünstigt; kommen in den Blüthen der zweiten Form beide neben einander vor, so wird die Selbstbestäubung bevorzugt. Das kommt z. B. bei *Lysimachia vulgaris* vor, welche auf sonnigen Standorten die Einrichtung zur Wechsel-, auf schattigen die Einrichtung zur Selbstbefruchtung besitzt.

Fig. 44.

Schematische Darstellung der drei Blüthenformen von *Lythrum Salicaria*. *A* langgriffelige, *B* mittelgriffelige, *C* kurzgriffelige Blüthe. Perianth an der dem Beschauer zugewendeten Seite entfernt. Die punktirten Linien mit den Pfeilen zeigen die Richtung an, in welcher der Pollen auf die Narbe gebracht werden muss, um volle Fruchtbarkeit zu sichern. (Nach Darwin.)

Es ist wohl Regel, dass illegitime Befruchtung zur Unfruchtbarkeit führt. Doch lehrt die Gattung *Oxalis*, welche Mannigfaltigkeit bezüglich der Befruchtung in Rücksicht auf das einzige Moment der Griffellänge sich innerhalb eines engen Formenkreises einstellen kann. Die meisten *Oxalis*-Arten weisen die grösste Fruchtbarkeit bei legitimer Verbindung auf. Während aber die illegitime Kreuzung bei *Oxalis lobata* und *O. crassipes* zu einem positiven Befruchtungsergebniss führen kann, stellt sich bei *O. vespertilionum* vollständige Unfruchtbarkeit ein, wenn die mittelgriffeligen Formen verbunden werden (Hildebrand).

Hält man sich an die Regel, dass bei Heterostylie nur die legitime Verbindung zur Erzeugung keimfähiger Samen führt, und dass auf einem Stocke nur Blüthenformen gleicher Griffellängen zu finden sind, so wird man wohl nicht anstehen, die Ungleichgriffeligkeit als eine Form der Dioecie gelten zu lassen [148].

Der Heterostylie verwandt ist jene Ausbildungsweise hermaphroditischer Blüthen, in welchen deren männlicher, beziehungsweise weiblicher Charakter schon äusserlich durch relativ starke Entwicklung des Androeceums, beziehungsweise Gynaeceums zum Ausdrucke kommt. Die Reduction des männlichen, beziehungsweise weiblichen Organs solcher Zwitterblüthen kann bis zur Functionslosigkeit der schwächer ausgebildeten Geschlechtsorgane führen, in manchen Fällen aber doch die Fruchtbildung ermöglichen. Diese lange bekannte Ausbildungsweise der Blüthen soll als Heterodynamie (heterodynamischer Hermaphroditismus) bezeichnet werden.

Fig. 45.

A B C

Vergr. 8. Blüthen des Weinstockes (*Vitis vinifera*); Perianth abgelöst. *A* Zwitterblüthe, *C* weibliche Blüthe; beide von cultivirten Rebensorten. *B* männliche Blüthe der wilden Rebe aus den Donau-Auen. (Nach Ráthay.)

Heterodynamische Blüthen sind, morphologisch betrachtet, zwitterig, biologisch aber mehr oder minder ausgesprochen eingeschlechtig und zur gegenseitigen Kreuzung besonders geneigt.

Als eclatantes Beispiel der Heterodynamie sei der Weinstock (*Vitis vinifera*) angeführt, den man früher gewöhnlich für ein Zwittergewächs angesehen hat. Neuere, sehr genaue Versuche haben aber gelehrt, dass viele Rebensorten wohl blos Zwitterblüthen besitzen, die Stöcke anderer aber als weiblich betrachtet werden müssen, da die Staubgefässe bis zur Functionslosigkeit reducirt sind, endlich die verwilderten Reben Blüthen entwickeln, deren Gynaeceum so verkümmert ist, dass in ihnen keine Fruchtbildung stattfinden kann. Der Weinstock bildet also männliche, weibliche und Zwitterstöcke, ist mithin als trioecisches Gewächs zu betrachten. Auch die Erdbeere wird durch Heterodynamie trioecisch (s. oben, p. 129).

Der cultivirte Weinstock unterliegt in der Regel der Autogamie, bei Cultur bestimmter Spielarten aber der Wechsel-

befruchtung, indem die Zwitterblüthen mit weiblichen sich kreuzen. Die Uebertragung des Pollens scheint häufiger durch den Wind, als durch Insecten zu erfolgen [149]).

Durch Heterodynamie kann auch Monoecie und Dioecie hervorgerufen werden.

Dichogamie (Sprengel, 1793; Delpino, 1870). Bisher war nur von räumlicher Vertheilung der Geschlechter bei verschiedenen Individuen derselben Art die Rede. Es existirt aber auch eine zeitliche Vertheilung der Geschlechter, wodurch morphologische Zwitterblüthen zu eingeschlechtigen Blüthen werden. Es geschieht dies entweder dadurch, dass die männlichen Blüthentheile früher geschlechtsreif werden als die weiblichen (proterandrische Dichogamie, nach Delpino) oder umgekehrt (proterogyne Dichogamie, nach Delpino).

Proterandrie (androgynische Dichogamie, nach Sprengel) kann bei *Epilobium*, *Geranium*, *Impatiens*, bei den Campanulaceen, bei den meisten Compositen, Umbelliferen, Malvaceen und zahlreichen anderen Pflanzen beobachtet werden. Besonders geeignet zur Demonstration der Proterandrie ist die Gattung *Campanula*. Krone und Gynaeceum sind noch ganz frisch, während die Antheren schon vertrocknet sind; das noch conceptionsfähige Gynaeceum kann nur durch den Pollen einer anderen, jüngeren Blüthe befruchtet werden.

Proterogynie (gynandrische Dichogamie, nach Sprengel) wurde beispielsweise bei *Helleborus*, *Srophularia*, *Plantago*, *Aristolochia*, *Luzula* und *Anthoxanthum* beobachtet. Diese Form der Dichogamie ist seltener, als die vorige.

Auch bei einigen monoecischen Gewächsen wurde Dichogamie constatirt, z. B. Proterandrie bei *Juglans regia*. An den untersuchten Bäumen betrug der Zeitunterschied in der Reife der Geschlechter etwa eine Woche. Die Folge davon war die gegenseitige Befruchtung durch Blüthen verschiedener Bäume.

Hermaphroditische Blüthen, deren Geschlechtsorgane gleichzeitig reifen, hat man zum Unterschiede von den dichogamen als homogame bezeichnet. —

Die vorgeführten Geschlechtstypen der Pflanzen veranschaulichen einigermassen die grosse Mannigfaltigkeit, welche in Betreff der Vertheilung der Sexualorgane im Pflanzenreiche vorkommt.

Mit den angeführten Typen sind aber die thatsächlich existirenden Verhältnisse noch nicht erschöpft. Es sei zur Ver-

vollständigung des Bildes noch darauf hingewiesen, dass erstlich vereinzelte Fälle von Polygamie an sonst nicht polygamen Pflanzen häufig vorkommen, dass ausnahmsweise eine bestimmte Pflanze einen ganz anderen Geschlechtstypus annimmt (z. B. *Salisburya adianthifolia*, *Juniperus virginiana*, *Taxus baccata* und andere gewöhnlich zweihäusige Bäume einhäusig werden), dass Weidenarten Kätzchen bilden, welche männliche, weibliche und Zwitterblüthen tragen [150]), dass ein Pflanzenstock in den aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden sich verschieden verhält (z. B. Bastarde von *Salix purpurea* und *viminalis* in einem Jahre vorwiegend weibliche, im nächsten vorwiegend männliche Kätzchen hervorbringen) [151]), endlich dass auch die verschiedene Ausbildung der Blüthen bei einer und derselben Art (Polymorphie), sei es infolge von Heterostylie oder infolge von Ausbildung kleistogamer Blüthen neben normalen häufiger vorkommt, als man früher angenommen hat. Alle diese Verhältnisse lassen den Ausspruch, dass alle Pflanzen mehr oder weniger zu Polymorphie und zu Polygamie neigen [152]), kaum als eine Uebertreibung erscheinen.

Zahlenverhältnisse der Geschlechter. Bei Pflanzen mit durchaus getrennten Geschlechtern scheint das Verhältniss der männlichen Stöcke zu den weiblichen ein constantes zu sein. Beim Hanf verhält sich die Zahl der männlichen zur Zahl der weiblichen Individuen wie 100 : 109, bei *Mercurialis annua* wie 100 : 105·8 [153]) (im Allgemeinen, besonders auf höherer Stufe, scheinen hingegen im Thierreiche die männlichen Geburten zu überwiegen).

Die Ansichten, ob äussere Verhältnisse das Geschlecht der Pflanzen beeinflussen, sind getheilt. Nach neueren, genauen Untersuchungen besteht ein solcher Einfluss nicht [154]). Die Samen der Dioecisten sind selbst schon entweder männlich oder weiblich. Es wird mehrfach angegeben, dass die männlichen Samen früher als die weiblichen keimen. —

Nur in Zwitterblüthen ist selbstverständlich die Möglichkeit der Selbstbefruchtung (Autogamie, nach Kerner) gegeben. Wie schon bemerkt, bildet aber auch bei Pflanzen mit Zwitterblüthen die Wechselbefruchtung oder Kreuzung (Fremdbestäubung, Allogamie, nach Kerner) den weitaus häufigeren Fall.

Findet Wechselbefruchtung statt, so muss durch irgend ein Vehikel der Pollen von einer Blüthe auf das befruchtungsfähige

Gynaeceum gebracht werden. Es ist auch einleuchtend, dass bei Pflanzen mit eingeschlechtigen Blüthen solche Vehikel immer thätig sein müssen, wenn die Befruchtung vollzogen werden soll (Hilfsbefruchtung).

Es ist also nicht nur zwischen Selbstbefruchtung und Wechselbefruchtung, sondern auch zwischen ersterer und Hilfsbefruchtung zu unterscheiden. Bei Selbstbefruchtung bringen die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse von Androeceum und Gynaeceum gewissermassen die Befruchtung von selbst zustande. Bei der Hilfsbefruchtung sind die sich geschlechtlich verbindenden Organe von einander getrennt, und es muss die Ueberführung der Pollenkörner durch Insecten, durch die bewegte Luft oder auf andere Weise erfolgen. Die Hilfsbefruchtung schliesst allerdings die Wechselbefruchtung in sich ein, allein diese beiden Begriffe decken sich nicht, indem die erstere ja auch bei Dioecisten stattfindet, wo von einer Kreuzung nicht die Rede sein kann, da der befruchtende von dem befruchteten Stock sich nur durch das Geschlecht unterscheidet.

II. Capitel.

Windblüthige (anemophile) Pflanzen.

Eine grosse Zahl von Gewächsen ist behufs Befruchtung auf die bewegte Luft angewiesen, namentlich ein- und zweihäusige Pflanzen, indess auch Hermaphroditen, wie z. B. die meisten Gräser.

Alle diese Gewächse erscheinen dieser Befruchtungsweise auf das vollkommenste angepasst, was sich sowohl in der Ausbildung der männlichen und weiblichen Befruchtungsorgane, in den morphologischen Verhältnissen der übrigen Blüthentheile, als in der Lebensweise dieser Pflanzen ausprägt.

Vor Allem fällt auf, dass diese Gewächse einen stäubenden, in der Luft sich leicht verbreitenden Pollen besitzen, während den später abzuhandelnden insectenblüthigen Pflanzen in der Regel ein cohärenter Pollen zukommt. Sodann fällt auch gewöhnlich die grosse Masse des Blüthenstaubes auf, welche gerade diese Gewächse erzeugen. Schüttelt man zur Blüthezeit einen Haselstrauch oder eine Föhre, so löst sich der Blüthenstaub in Wolkenform von den Aesten ab und verbreitet sich weithin in die Luft.

Diese massenhafte Loslösung und Weiterführung des Pollens hat ihren Grund in bestimmten Einrichtungen der Blüthe. Die reifen Antheren ragen aus der Blüthe hervor. Gewöhnlich sind die Perianthblätter klein, verkümmert oder abortirt und gestatten so den normal entwickelten, mit langen Filamenten versehenen Staubgefässen ihre Pollenmasse in die Luft zu streuen; wo stark entwickelte Hochblätter (z. B. die Spelzen bei den Gramineen) das Ausfliegen des Blüthenstaubes verhindern würden, hängen die Antheren an langen, biegsamen Filamenten und schaukeln ausserhalb der Blüthe hin und her.

Von solchen, an zarten, fadenförmigen Filamenten hängenden, durch die Luft hin- und herbewegten Staubfäden wird begreiflicherweise der staubförmige Pollen leicht ausgeschüttelt. In ähnlicher Weise wird das Ausstäuben begünstigt bei den Birken, Erlen, Haselsträuchern, Pappeln etc., wo die männlichen Inflorescenzen langgestreckte, biegsame, leicht in Bewegung zu versetzende Kätzchen sind, welche selbst durch schwache Luftströmungen hin- und hergeworfen werden. Das Ausschütteln des Blüthenstaubes anderer Windblüthler wird dadurch begünstigt, dass die einzelne Blüthe an zartem, biegsamen Stiele hängt, was beispielsweise beim Hanf und Ampfer zu beobachten ist.

Fig. 46.

Schwach vergrössert. Blüthe des Hafers. *ll* die beiden rudimentären Perigonblätter (*lodiculae*). *s* einer der drei Staubfäden. *o* Ovarium mit der Narbe *n*.

Eine besondere Einrichtung führt bei den Nesselgewächsen zur Ausstreuung des Blüthenstaubes. Die Staubfäden sind nämlich in der Knospe eingekrümmt (s. Bd. II, p. 258) und strecken sich zur Zeit der Reife plötzlich gerade, wobei mit einemmale die stäubende Pollenmasse in die Luft gestreut wird.

Dass der Pollen der Windblüthigen, nachdem er die Blüthe verlassen, nicht alsbald zur Erde fällt, sondern sich noch weit verbreiten und selbst eine entfernt stehende weibliche Blüthe erreichen kann, hat seinen Grund hauptsächlich in der Beschaffenheit der Pollenkörner. Dieselben sind g l a t t und t r o c k e n, so dass sie weder durch Reibung an einander haften, noch mit einander verkleben; die ganze stäubende Pollenmasse löst sich, nachdem sie die Antheren verlassen, in die einzelnen Pollenkörner auf, welche nun leicht dahinflattern, während sie, klumpenweise vereinigt, bald zu Boden sinken würden (s. Fig. 47 und 48).

Der Pollen der Insectenblüthigen ist hingegen gewöhnlich durch Cuticularbildungen **rauh** (s. Fig. 49 und 50), auch häufig **klebrig**, was offenbar die Uebertragbarkeit durch Insecten begünstigt.

Auf die Einrichtung des Blüthenstaubes der Coniferen muss hier noch besonders aufmerksam gemacht werden. Die Pollenkörner der meisten Coniferen sind, wie in der Organographie näher auseinandergesetzt wurde (s. Bd. II, p. 150), mit Luftsäcken versehen, welche das mittlere specifische Gewicht des Korns so sehr herabsetzen, dass es nicht nur ungemein leicht in der Luft sich bewegt, sondern durch den leisesten aufsteigenden Luftstrom emporgehoben wird. Da nun die weiblichen Blüthen vieler Coniferen, namentlich der Föhren, im Vergleiche zu den männlichen hoch oben am Baume sich befinden, so erscheint die specifische Ausbildung des Blüthenstaubes dieser Gewächse als eine die Fortpflanzung befördernde Anpassungserscheinung.

Fig. 47.

Vergr. 400. Mehrzelliges Pollenkorn von *Larix europaea*. *A a* Exine. Intine zwischen *a* und *b*. Von den vier inneren Zellen wächst *x* zum Pollenschlauche aus. *B* jüngeres Entwicklungsstadium (Nach Schacht.)

Die Blüthezeit der windblüthigen Bäume und Sträucher steht in unverkennbarem Zusammenhange mit der Befruchtungsweise dieser Gewächse. Dieselbe fällt zumeist in den beginnenden Frühling, gewöhnlich in die Zeit, in welcher die betreffenden Gewächse nicht (Haselstrauch, Erle) oder noch unvollständig belaubt sind (Birke). Man hat den doppelten Vortheil, den diese Einrichtung den windblüthigen Holzgewächsen bietet, lange vor der gegenwärtigen Epoche der Biologie begriffen. Denn bald nach der Entdeckung der Sexualität der Pflanzen durch Camerarius (1665 bis 1721) erkannte man, dass der Wind, welcher zur Blüthezeit der monoecischen und dioecischen Holzgewächse relativ häufig und stark weht, die Befruchtung dieser Pflanzen ebenso begünstigen müsse, wie es

Fig. 48.

Vergr. 350. Mehrzelliges Pollenkorn von *Abies pectinata*. *e* Exine, welche sich an zwei Stellen zu den beiden lufterfüllten Blasen *b b* erweitert hat. *i* Intine. Im Inhalte *qy* der dreizellige Gewebekörper, dessen Endzelle *y* zum Pollenschlauche auswächst. (Nach Schacht.)

denselben zum Vortheile gereicht, noch unbelaubt zu sein, da, das Vorhandensein des Laubes vorausgesetzt, der Blüthenstaub zum grössten Theile an der männlichen Pflanze zurückgehalten werden würde und der Rest fast gänzlich am Blattwerk der Nachbarpflanzen hängen bleiben müsste.

Nicht minder klar als die männlichen lassen auch die weiblichen Blüthen der Anemophilen ihre Anpassung an die specifische Befruchtungsweise erkennen. Die Narben solcher Blüthen stehen schon wegen Mangels oder wegen starker Reduction des Perianths ziemlich frei und sind schon deshalb vom Blüthenstaub leicht zu erreichen; zudem sind sie häufig lang und ragen wie bei den Gräsern weit in die Luft. Stehen die Blüthen einzeln oder doch nicht gedrängt, so sind die Narben häufig breit und bieten den anfliegenden Pollen eine grosse Oberfläche dar. Die Narben vieler anemophilen Pflanzen sind zum Auffangen des Blüthenstaubes dadurch besonders geeignet, dass sie, wie dies z. B. die Grasblüthe (Fig. 46) in so auffälliger Weise zeigt, reichlich von zumeist starren, auseinander gespreizten Haaren bedeckt sind. Diese „Fanghaare“ geben je nach ihrer Anordnung der Narbe entweder die Gestalt einer Feder (Gräser) oder eines Büschels (*Plantago*). In manchen Fällen sind die Narben durch schraubige Windungen so zusammengedrängt, dass sie dem anfliegenden Blüthenstaube eine fast geschlossene Fläche bieten (einige *Begonia*-Arten). Nur bei jenen

Fig. 49.

a b b′

Vergr. 300. *a* Pollenkorn von *Pelargonium inguinans*. *b b′* zwei verschiedene Ansichten eines Pollenkornes von *Cichorium Intybus*.

Fig. 50.

Vergr. 300. Pollenkorn einer Malvacee (*Lavatera sp.*) mit stacheliger Exine.

windblüthigen Pflanzen, deren weibliche Blüthen dicht nebeneinander stehen, zu Kätzchen, Knäuel etc. vereinigt sind (z. B. bei Pappeln, *Typha*), finden sich kleine Narben vor, oder sie fehlen gänzlich, wie bei den Coniferen, wo die Pollenkörner an der Mikropyle haften bleiben.

Pflanzenfamilien, deren Arten constant getrenntgeschlechtig sind und zudem stäubenden Pollen besitzen, sind durchaus anemophil, z. B. die der Cupuliferenreihe angehörigen Familien. Hingegen kommen unter den Familien mit durchaus stäubendem Pollen und hermaphroditischen Blüthen schon vielfache Ausnahmen vor, z. B. unter den Gräsern, welche nicht mehr ausschliesslich windblüthig sind. Schon unsere Getreidearten bieten bezüglich der Befruchtung mehrfache Differenzen dar. Der Roggen ist stets windblüthig, Weizen zumeist, Gerste ist aber in der Regel auf Selbstbefruchtung angewiesen; ja wenn zur Zeit des Oeffnens der Antheren (bei *Hordeum distichum* zwischen 8 und 10 Uhr Vormittags) nicht eine bestimmte Temperatur erreicht wird (bei *Hordeum distichum* 18 bis 20° C.), so erfolgt sogar die Befruchtung in der geschlossenen Blüthe (kleistogam). Auch bei Weizenarten tritt, falls während des Oeffnens der Antheren niedere Temperatur herrscht, Kleistogamie ein [155].

III. Capitel.

Insectenblüthige (entomophile) Gewächse.

Schon zu Ende des vorigen Jahrhunderts beobachtete Ch. Conrad Sprengel zahlreiche Fälle der Mitwirkung von Insecten beim Befruchtungsvorgange phanerogamer Pflanzen und wies bereits auf besondere Blütheneinrichtungen, welche ihm die Nothwendigkeit dieser Beihilfe zu beweisen schienen, hin. Aber erst Darwin (1862) hob die hohe Bedeutung der Insectenhilfe während des Befruchtungsvorganges gebührend hervor. Denn während Sprengel glaubte, dass die Insecten den meist cohärenten Blüthenstaub einer Zwitterblüthe auf die zugehörige Narbe bringen, bewies Darwin, dass durch diese Mithilfe der zur Erzeugung keimfähiger Samen, wie wir später sehen werden, meist unumgänglich nothwendige Act der Wechselbefruchtung eingeleitet wird.

Durch Darwin und zahlreiche andere Forscher, welche dessen Bahnen folgten — vor Allem seien Delpino, Hildebrand,

Kerner, Herm. Müller genannt — entwickelte sich im Laufe der letzten zwanzig Jahre unsere Kenntniss über die unter Mithilfe von Insecten vorsichgehende Befruchtung der Pflanzen ausserordentlich.

Es gibt erfahrungsgemäss ungemein viele insectenblüthige Gewächse, weitaus mehr als windblüthige; ja es wird von Vielen angenommen, dass fast alle nichtwindblüthigen Phanerogamen unserer Flora auf Insectenhilfe angewiesen seien. Nur ausnahmsweise findet man — nach der herrschenden Ansicht — Pflanzen, welche infolge ihrer Einrichtungen ausschliesslich der Eigenbefruchtung oder einer anderen als der genannten Form der Hilfsbefruchtung unterliegen.

Die Blüthen jener Pflanzen, welche der Insectenhilfe bedürfen, zeichnen sich durch mehrere Einrichtungen aus, welche sie zur Anlockung von Insecten befähigen: durch lebhafte Farbe („Schauapparate“), durch Ausscheidung süssschmeckender Flüssigkeiten („Nectar“) und häufig auch durch Geruch. Alle diese Lockmittel sucht man bei den windblüthigen Gewächsen vergebens, oder sie erscheinen nur in schwachem Grade ausgeprägt, oder treten auf, ohne dass man eine Beziehung zur Befruchtung nachweisen könnte, wie die lebhafte rothe Färbung der Griffel des Haselstrauches und die nicht minder lebhafte rothe Farbe der weiblichen Zapfen der Lärche.

Die lebhafte Blüthenfarbe beherrscht gewöhnlich blos das Perianth oder einen Theil desselben. Bei insectenblüthigen Monocotylen sind gewöhnlich Kelch und Krone (z. B. bei den Liliaceen) oder selbst die Fruchtblätter (z. B. bei den Irideen) corollinisch und dann durch helle weisse oder lebhafte andere, häufig bunte Färbung ausgezeichnet; bei den Dicotylen hingegen ist der Kelch gewöhnlich grün oder unansehnlich, hingegen die Krone lebhaft gefärbt. Nur selten sind hier die Kelche corollinisch und fungiren dann als Schauapparate, wie bei vielen Ranunculaceen (*Caltha*, *Helleborus*, *Aquilegia*, *Aconitum* etc.). Ist die Grösse der Blüthen nur gering, so häufen sie sich in der Inflorescenz, und die letztere wird dann weithin sichtbar, wie z. B. die Köpfchen der Compositen, die Blüthenstände von *Celosia cristata*, *Amarantus purpureus* etc.

Nur in seltenen Fällen rufen andere Blüthentheile die lebhafte Färbung der Blüthe hervor. Ein charakteristisches Beispiel hiefür bilden einige australische Myrtaceen, z. B. *Eucalyptus*, *Metrosideros*, deren aus zahlreichen, dicht gedrängt stehenden

weissen oder lebhaft gefärbten Staubfäden bestehendes Androeceum die Färbung der Inflorescenzen bestimmt.

Zu den „extrafloralen Schauapparaten“ rechnet man die lebhaft gefärbten Inflorescenzaxen, z. B. von *Cissus*, *Begonia*, *Psychotria* etc., die bunten, häufig in der Farbe mit den Blüthen stark contrastirenden Hochblätter mancher infolge dieser Farbenmischung sehr augenfälligen Inflorescenzen, wofür unsere *Melampyrum*-Arten (namentlich *nemorosum* und *arvense*) gute Beispiele bieten, endlich die mit Blüthen besetzten, durch ihre Farben auffälligen Pflanzenkörper von *Orobanche*, *Lathraea*. Nicht selten ist das Auftreten solcher extrafloralen Schauapparate mit Dichogamie verbunden [156]).

Dass eine Beziehung zwischen Augenfälligkeit der Blumen und der Menge der dieselben befruchtenden Insecten und Insectenarten besteht, wird von den meisten Forschern behauptet, und beispielsweise angegeben, dass auf gross- und buntblühenden Varietäten sich viel mehr Insecten und selbst viel mehr Species derselben einfinden als auf Spielarten mit kleineren, blasseren Blüthen. Die unscheinbare, auf Aeckern vorkommende Form des Stiefmütterchens (*Viola tricolor arvensis*) wird nur selten von Insecten besucht und liefert bei Eigenbefruchtung keimfähigen Samen, während die grossblüthige und stets durch Lebhaftigkeit der Färbung gegen die früher genannte stark contrastirende Form von Insecten häufig aufgesucht wird und nur durch Wechselbefruchtung keimfähigen Samen hervorbringt.

Die unfruchtbaren Randblüthen der Compositenköpfe dienen als Schauapparate; sie erhalten sich häufig so lange in lebhafter Färbung oder in schimmerndem Weiss, bis die innersten Blüthen befruchtet sind*). Ist die Blüthenfarbe nicht lebhaft, so kann durch starke Häufung der Blüthen ihre Augenfälligkeit gesteigert werden, was bei den *Alchemilla*-Arten der Fall ist.

Dass indess die Augenfälligkeit der Blüthen nicht allein massgebend für die Stärke des Insectenbesuches der Blüthen sein müsse, lehren zahlreiche Beispiele. Steht die fast geruchlose

---

*) Die Augenfälligkeit der Blüthen wird durch Füllung in hohem Masse gesteigert. Allein eine Begünstigung der Befruchtung kann in dieser „Vervollkommnung des Schauapparates“ nicht erblickt werden, da die gefüllten Blüthen in der Regel unfruchtbar sind. In der Natur kommt Füllung der Blüthe nur selten vor, z. B. bei *Cardamine pratensis*, wo diese Erscheinung mit gesteigerter vegetativer Vermehrungsfähigkeit Hand in Hand geht.

Viola tricolor (bunte Varietät) neben der stark duftenden *V. odorata,* so wird, zumal an sonnigen Tagen, die letztere, obgleich weniger auffallend gefärbte Blüthen tragend, doch viel stärker als jene von Insecten aufgesucht, was auf die hohe Bedeutung des Geruchs als Anlockungsmittel der Insecten hinweist. Manche sehr auffällige Blumen werden von Insecten nur schwach besucht, z. B. *Melampyrum arvense*; es liegt nämlich der Nectar so tief versteckt in der Blüthe, dass er von den meisten Insecten nicht gefunden wird. So weit bekannt, ist es nur die langrüsseligste unserer Hummeln (*Bombus hortorum*), welche des Nectars dieser Pflanze habhaft werden kann.

Enthalten die Blüthen nahverwandter Pflanzen Nectar, unterscheiden sie sich aber durch Färbung und Geruch, so werden jene reichlicher besucht, welche bunter gefärbt sind und Geruch besitzen oder stärker riechen. Kommen, was hin und wieder zu bemerken ist, *Convolvulus arvensis* und *C. sepium* auf gleichem Standorte vor, so wird die erstere reichlicher als die letztere von Insecten aufgesucht; erstere duftet, während die letztere uns geruchlos erscheint. — Auch ist wohl die Blüthe von *C. arvensis,* trotz der relativen Kleinheit, infolge ihrer Zeichnung (weiss und roth, während die von *C. sepium* weiss ist) augenfälliger.

Auch übelriechende Blumen werden von Insecten besucht, z. B. *Crataegus oxyacantha,* welche infolge Besitzes an Trimethylamin den Geruch der Häringslake hat. Aasartig riechende Blumen werden von Aasfliegen besucht.

Bei dieser Gelegenheit sei bemerkt, dass nach neuen Untersuchungen die zerfliessenden, süsslich schmeckenden und aasartig riechenden Fruchtkörper von *Phallus impudicus* (s. Bd. II, p. 205) gleichfalls von Aasfliegen besucht werden, welche die Sporen des genannten Pilzes verschleppen und zu dessen Verbreitung beitragen, was bezüglich der *Sphacelia*-Form des Mutterkornpilzes lange bekannt ist (s. Bd. II, p. 127). Auch die Spermogonien der Rostpilze locken, da sie lebhaft gefärbt sind, häufig duften und eine süssschmeckende Flüssigkeit aussondern, Insecten an. Da aber die Bedeutung der Spermogonien noch nicht aufgeklärt wurde, so konnte die Frage, ob der Besuch der Insecten auf diesen Organen der Fortpflanzung und überhaupt dem Leben dieser Pilze dient, nicht entschieden werden [157].

Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass die Blüthen mancher Pflanzen erst mit einbrechender Nacht zu duften beginnen (*Silene nutans*) oder Nachts stärker als bei Tage riechen (*Lonicera Caprifolium*, *Platanthera bifolia*) und auf diese Weise nächtliche Insecten (besonders Nachtschmetterlinge) anlocken. Die Blüthen solcher Pflanzen unterstützen die Insectenanlockung oft noch durch hellschimmernde oder weisse Farbe. *Convolvulus sepium* zieht die Nachtschmetterlinge blos durch die weisse Blüthenfarbe, *Hesperis tristis*, welche Nachts wegen ihrer matten Blüthenfärbung nicht zu sehen ist, blos durch den Geruch an.

Als wichtiges insectenanlockendes Mittel der Blüthe ist zweifellos der Nectar anzusehen, der von morphologisch sehr verschiedenartigen Organen — den Nectarien — ausgeschieden wird (Bd. II, p. 150). In der Blüthe der Kaiserkrone und der *Ranunculus*-Arten liegt der süsse Saft ziemlich frei, in den Blüthen anderer Pflanzen mehr minder versteckt. Aber selbst dort, wo er sich tief in der Blüthe verbirgt (s. Fig. 51) und so weit vom Eingange in dieselbe entfernt liegt, dass die meisten Insecten mit ihren Saugrüsseln gar nicht zulangen können, wird er von Schmetterlingen erreicht, welche unter den Insecten die langrüsseligsten sind. Die Rüssellänge unserer Schmetterlinge steigt bis 7 *cm*, in den Tropen aber sogar auf 20 *cm*.

Fig. 51.

Eine Blüthe der *Lonicera Caprifolium*, welche wegen tiefer Lage des Nectariums (bei *b*) nur von sehr langrüsseligen Schmetterlingen erfolgreich besucht werden kann.

Blüthen mit tief verstecktem Nectar werden nur von bestimmten Insecten besucht und befruchtet, während Blumen, deren Nectar offen liegt, von den verschiedensten Insectenarten besucht und befruchtet werden.

Wie genau bestimmte Insecten an bestimmte Blüthen angepasst sind, geht aus folgenden neueren Beobachtungen hervor. Die Weibchen von *Bombus Gerstaeckeri Mor.* besuchen ausschliesslich die mit tiefliegendem Nectar versehenen Blüthen von *Aconitum Lycoctonum*, während die Männchen und Arbeiter dieser Hummelart die blauen Sturmhut-Arten, besonders *Acon. Napellus*, bei welchen der Nectar weniger tief situirt ist, aufsuchen [158].

Aber der Nectar ist nicht die einzige Speise, welche die Blüthen den Insecten darbieten. Es wurde nachgewiesen, dass auch der Blüthenstaub vieler Blüthen von Käfern verzehrt wird und selbst saugende Thierchen den Pollen einsammeln, z. B. die Bienen, welche aus einem Gemenge von Pollen und Nectar das zur Ernährung der Brut bestimmte „Bienenbrot" bereiten. —

Die Insecten werden häufig zum Nectar durch auffällige Merkmale des Perianths hingelenkt. Es sind dies charakteristische, in Form von Punkten, Strichen oder Flecken auftretende Zeichnungen der Corollen oder Perigone, welche gewöhnlich gegen die Stelle hin, wo der Nectar sich befindet, convergiren. Diese ihrer Bedeutung nach schon von Sprengel richtig beurtheilten Zeichnungen werden nach dessen Vorschlag als Saftmal der Blüthen bezeichnet. Bei dem Stiefmütterchen sind dies die bekannten, an den drei unteren Blüthenblättern vorkommenden, nach der Oeffnung der Blüthe hinweisenden dunklen Linien. Man hat auch die merkwürdige Wahrnehmung gemacht, dass blos an Blüthen, welche tagsüber durch Insecten befruchtet werden, ein Saftmal vorkommt, den Blüthen hingegen, welche Nachts, z. B. von Nachtschmetterlingen besucht werden, dieses Charakteristikon fehlt.

Es lässt sich häufig eine klare Beziehung zwischen dem Baue der Blüthen und den besuchenden Insecten nachweisen, welche sich zunächst darin äussert, dass die letzteren mit Bequemlichkeit den Nectar aufsaugen können; auch ist gewöhnlich die Narbe in einer Lage, welche die Berührung durch das nectarsuchende Insect geradezu erfordert. Wie bei Windblüthigen die Narbe dem Befruchtungsvorgange angepasst ist, so auch bei den Insectenblüthigen. Die Narben secerniren einen etwas klebenden Saft, welcher den von den zumeist haarigen Theilen der Thierchen abgestreiften Pollen festhält. Auch die Insecten erscheinen den Blüthen um so genauer angepasst, je ausschliesslicher sie bestimmte Blüthen besuchen.

Nach der Anpassung an bestimmte Insecten unterscheidet man Tagfalter-, Nachtfalter-, Wespen-, Bienen-, Gallwespen-, Fliegenblumen etc.[159]). Bei *Silene, Lychnis, Dianthus* liegen die Nectarien so tief, dass sie nur von Schmetterlingen erreicht werden können. Tagfalterblumen sind stets lebhaft gefärbt, riechen häufig, viele bei Sonnenbeleuchtung am stärksten. (Ueber

Nachtfalterblumen siehe p. 144.) Die meisten Papilionaceen, Labiaten und Scrophularineen werden von Bienen und Hummeln besucht und gekreuzt. Da aber die Röhrenlänge der Blumen selbst innerhalb einer Gattung verschieden ist (sie beträgt z. B. bei *Trifolium fragiferum* 2 *mm*, bei *T. alpestre* 10 *mm*), so erscheinen nicht alle Arten von Hummeln und Bienen allen Species dieser Familien angepasst. Durch Einführung von (langrüsseligen) Hummeln nach Australien hat sich daselbst die Cultur des rothen Klees sehr gehoben, da unter den dort einheimischen Insecten keines dem rothen Klee als Kreuzungsvermittler genau angepasst ist[160]). Wespen besuchen nur Blumen mit offen liegendem Honig. Nach Darwin wird *Epipactis latifolia* blos von Wespen besucht. *Symphoricarpus racemosa* wird sowohl durch Wespen, als durch Bienen gekreuzt. Je offener die Nectarien liegen, desto zahlreicher sind die Insectenarten, welche in solchen Blumen zulangen; aus solchen Blumen können Schmetterlinge ebenso wie Wespen, Bienen, Fliegen etc. Nahrung ziehen. Es ist indess unverkennbar, dass manche Insecten bestimmte Blumen mit besonderer Vorliebe aufsuchen. So wurde beispielsweise beobachtet, dass, während eine Hummel sechzehnmal hintereinander nur *Digitalis purpurea* besuchte, *Vanessa urticae* ohne Auswahl aus den Blüthen der zahlreich vorhandenen Pflanzenarten den Nectar sog[161]).

Wie sehr der Insectenbesuch die Befruchtung fördert, geht unter Anderem aus der Thatsache hervor, dass manche Insecten nur die noch nicht befruchteten Blüthen bestimmter Pflanzenarten aufsuchen, z. B. eine Bienenart (*Anthophora pilipes*), welche an den rothen (noch unbefruchteten) Blüthen von *Pulmonaria* saugt, die blauen (bereits befruchteten) aber unberührt lässt[162]).

So vollständig die Blumen den Insecten und diese den Blumen angepasst erscheinen, so stellt sich bei gewissen Pflanzen doch manches Hinderniss der Befruchtung entgegen. Es ist nun sehr merkwürdig, dass solche Hindernisse von den Thierchen überwunden werden, wie folgendes Beispiel lehrt: Wenn man im Blühen befindliche Exemplare des grossen Löwenmauls (*Antirrhinum majus*), das sich bekanntlich durch eine geschlossene (maskirte) Blume auszeichnet, eine Zeit lang im Auge behält, so wird man beobachten, dass Hummeln rasch und geschickt die Krone öffnen und, mit halbem Körper im Rachen der Blüthe, aus dieser den Nectar holen.

In der Regel dient der Insectenbesuch der Blüthenkreuzung. Doch gibt es auch mehrfache Ausnahmen von dieser Regel. So werden pollenreiche, entschieden windblüthige Pflanzen häufig von Bienen aufgesucht, z. B. *Corylus*, *Populus*, *Pinus*. Die Biene findet hier reichliches Material zur Erzeugung des „Bienenbrotes", aber beim Einsammeln des Pollens leistet sie nichts für die Befruchtung dieser Gewächse.

Unter den blüthenbesuchenden Insecten finden sich viele vor, welche den Befruchtungsvorgang gefährden würden, wenn sich an den betreffenden Pflanzen nicht besondere Schutzeinrichtungen gegen diese „unberufenen Gäste" vorfänden. Die wichtigeren dieser Schutzeinrichtungen werden in einem später folgenden Capitel abgehandelt werden.

Fig. 52.

Orchis mascula. *A* Seitenansicht der Blüthe. Perianth zum grössten Theil weggeschnitten. *l* Labellum, *s* Stigma, *a* Anthere, *r* Rostellum. *B* Pollinarium, *d* Klebscheibe. *C* der untere Theil des Androeceums, *d r* wie früher. *D* Theil eines Pollinariums mit „Pollenpäckchen", die durch elastische Fäden mit einander verkettet sind. (Nach Darwin.)

Der Vorgang der Befruchtung unter Mitwirkung von Insecten soll hier an einigen charakteristischen Beispielen erläutert werden.

Orchis mascula (Fig. 52). Die Blüthe dieser Orchidee ist so gebaut, dass, wenn ein Insect seinen Rüssel in das spornförmige Nectarium einführt, es einen rudimentären Theil des Gynaeceums, das „Rostellum", berühren muss, welches bei der leisesten Berührung durch einen fremden Körper reisst und die unterhalb gelegenen sogenannten „Klebscheiben" freilegt. Die klebende, rasch eintrocknende Flüssigkeit, welche die Klebscheiben aussondern, bewirkt ein rasches Ankleben der Staubgefässe an den berührenden Körper. Führt man, wie Darwin zuerst zeigte, einen zugespitzten Bleistift in das Nectarium dieser Blüthe ein, und lässt man ihn auch nur kurze Zeit darin verweilen, so kleben sich

10*

die Pollinarien an demselben alsbald fest, und wenn man den Stift herauszieht, so zieht man ohne Kraftanwendung auch die sich leicht aus ihrer natürlichen Verbindung lösenden Staubfäden mit. Dieselben stehen anfänglich nahezu senkrecht auf dem Stifte; nach einiger Zeit krümmen sie sich nach vorne. Wenn nun ein Insect mit seinem Saugrüssel in die Orchisblüthe eindringt und auch nur kurze Zeit Nectar saugt, so vollzieht sich genau derselbe Process. Die Pollinarien heften sich an den Rüssel fest und legen sich dann nach vorne. Besucht ein Schmetterling mehrere Blüthen hintereinander, so können sich auch zahlreiche Pollinarien an seinen Saugrüssel heften. Aber schon ein einzelner Staubfaden genügt, um mehrere Blüthen zu befruchten. Dringt ein mit Pollinarien beklebter Rüssel in eine Blüthe derselben Pflanze ein, so kommen die sich leicht auseinander lösenden Pollenmassen immer mit der etwas klebrigen Narbe in Berührung und bleiben an dieser, die Befruchtung einleitend, haften.

Fig. 53.

A B

Blüthen von *Salvia pratensis*. *A* von einer Hummel besucht.

In ähnlicher Weise wie *Orchis mascula* sind noch andere bei uns vorkommende Orchisarten (*O. morio*, *fusca*, *maculata* und *latifolia*) eingerichtet.

Salvia pratensis (Fig. 53). Kaum weniger merkwürdig ist die Einrichtung der Blüthe des Wiesensalbeis und mehrerer verwandter Arten. Wenn man den Grund der Staubfäden dieser Blüthe mit einem scharf zugespitzten Gegenstand, z. B. mit einer Bleistiftspitze, berührt, so treten dieselben — bis dahin in der Höhlung der Oberlippe verborgen — plötzlich hervor, so dass sie die in Fig. 53 *A* angegebene Lage einnehmen. Wenn nun eine Hummel den am Grunde des Androeceums vorhandenen Honig mit ihrem Rüssel aufsaugt, so geschieht dasselbe, wobei die nach abwärts concaven Staubfäden auf den Rücken des Thierchens fallen und dort reichlich Blüthenstaub zurücklassen. Hört der Druck des Saugrüssels auf den am Grunde des Androeceums befindlichen hebelartigen Mechanismus auf, so kehren die Staubfäden wieder in ihre geschützte Lage zurück. Wenn nun die mit Pollen beladene Hummel eine nächste Blüthe des Wiesen-

salbeis besucht, so kommt ihr Rücken mit der Narbe in Berührung, und es wird auf derselben — ohne jedes weitere Zuthun des Thierchens — der Blüthenstaub deponirt.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Umstand, dass in den Blüthen der genannten Orchideen, der *Salvia pratensis* und zahlreicher anderer Entomophilen (viele Labiaten, Melastomaceen, Passifloren, Papilionaceen, *Iris*, *Crocus* etc.) die Lage des Androeceums zum Gynaeceum oder mancherlei im Blüthenbau begründete Hindernisse die Selbstbefruchtung ausschliessen, ferner dass die Vorgänge, welche den Insectenbesuch begleiten, gleichfalls die Bestäubung der Narbe durch den eigenen Pollen unmöglich machen, vielmehr Alles darauf angelegt ist, Wechselbefruchtung hervorzurufen, welches biologisch wichtige Moment aber erst in einem späteren Capitel näher beleuchtet werden kann. Blüthen, welche infolge der gegenseitigen Lage der Geschlechtsorgane nur durch Insectenhilfe befruchtet werden können, werden herkogam (nach Axell's Vorschlag) genannt.

Fig. 54.

Aristolochia Clematitis. Ein mit Blüthen besetztes Sprossstück. *B C* Blüthe im Längendurchschnitt, etwas vergrössert. *f* Fruchtknoten, *n* Narbe, unterhalb derselben das Androeceum. *k* „Kessel", *h* Haare des röhrenförmigen Theils des Perigons. *C* vor, *B* nach der Befruchtung.

Aristolochia Clematitis (Osterlutzei, Kesselfallenblume; s. Fig. 54). Die Blüthen dieser Pflanze stehen wirtelförmig um die Axe und locken die Insecten weniger durch Färbung — die Perigone sind grünlichgelb — als durch charakteristischen, balsamischen Geruch an. Das verwachsenblätterige Perigon verschmälert sich unterhalb seiner Oeffnung zu einer engen Röhre, die am Grunde sich kesselförmig erweitert. Die schlundförmige Perigonröhre ist mit steifen, ihre Spitze nach abwärts richtenden und leicht nach unten beweglichen Haaren besetzt, welche wohl den Eintritt eines kleinen Insects, aber

nicht dessen Austritt gestatten. In der am Grunde des Perigons befindlichen Erweiterung mündet der Geschlechtsapparat mit einer breiten, fleischigen Narbe, unterhalb welcher die sechs Antheren des mit dem Gynaeceum verwachsenen Androeceums stehen. Unterhalb des „Kessels“ befindet sich der Fruchtknoten. Diese Blüthen werden reichlich von Mücken besucht. Man sollte vermuthen, dass in diesen Blüthen Eigenbefruchtung durch die gefangenen, im Kessel sich unruhig bewegenden Thierchen eingeleitet werden müsste. Allein auch hier ist eine freilich ganz andere als die bei *Orchis* vorkommende Einrichtung getroffen, um die Wechselbefruchtung zu erzwingen. Die Conceptionsfähigkeit der Narbe fällt nämlich mit der Reife der Antheren zeitlich nicht zusammen, es herrscht hier proterogyne Dichogamie. In

Fig. 55.

Blüthe von *Sarracenia purpurea*. *A* Ansicht von aussen, *B* Durchschnitt. *b* Bracteen, *c* Kelchblätter, *p* Blumenblätter, *st* Narbenschirm, darüber das Androeceum. Ein- und Austrittsöffnung zum Besuche der Insecten liegen, wie aus *A* ersichtlich, zwischen je zwei Kronblättern, einem Kelchblatte und einem Zipfel des Narbenschirmes. Die Pfeile in *B* geben die Richtung an, in welcher das Insect ein- und austritt. (Nach Hildebrand.)

der Blüthe der *Aristolochia Clematitis* sind also die Narben schon conceptionsfähig, bevor noch die Antheren die reifen Pollen entlassen. Die oft in grösserer Zahl im Kessel eingeschlossenen kleinen Fliegen flattern und zappeln so lange in ihrem Gefängniss herum, bis die den Ausgang versperrt haltenden Haare eintrocknen. Dies geschieht kurz nach Oeffnung der Antheren. Mit dem Blüthenstaube beladen, verlassen die Thierchen die Blüthen und dringen in eine nächste ein, wo sie, einige Zeit gefangen gehalten, mit fremden Pollen die reifen Narben belegen.

Sarracenia purpurea. Die Blüthen dieser fleischfressenden, durch ihre Blattschläuche bekannten Pflanzen stehen an langen, aufrechten, oben umgebogenen Stielen, wenden also

ihre Apertur nach unten (Fig. 55). Die Kronblätter (*p*) sind so gekrümmt, dass sie mit ihren freien Enden das schirmartig ausgebreitete Ende des Griffels (Narbenschirm etc.) überdecken. Die untere Hälfte des kugelförmigen Fruchtknotens wird von den mit ganz kurzen Filamenten versehenen Staubgefässen verdeckt. Das Androeceum ist nun, wie die Figur zeigt, so situirt, dass der ausfallende Blüthenstaub nicht auf die Narbenöffnung, sondern auf die untere Fläche des schirmförmig endenden Pistills geräth. Die Narbenpapillen, von welchen aus die Pollenkörner ihre Schläuche in die Fruchtknotenhöhle hinabtreiben, befinden sich an dem kleinen Spitzchen (an der Innenseite) der fünf Zipfel des Narbenschirms, von denen in Fig. *B* zwei zu sehen sind. Auf diese Art ist also jede Selbstbefruchtung ausgeschlossen. Wohl aber kann die Befruchtung durch Insectenhilfe vermittelt werden. Die Blüthen der *Sarracenia* sind homogam, mithin die Befruchtung in einer Blüthe durch den eigenen Pollen möglich. Den Deckungsverhältnissen der Blüthentheile ist aber zu entnehmen, dass ein mit dem Blüthenstaub versehenes Insect beim Eintritt in eine nächste Blüthe sofort auf die Narbenfläche stossen und dort den Blüthenstaub deponiren wird. Es erscheint mithin auch die Blüthe dieser Pflanze auf Insectenbefruchtung angewiesen und zu Fremdbestäubung eingerichtet [163]).

Ficus Carica. Höchst merkwürdig ist die Befruchtung der cultivirten Feige durch eine Gallwespe (*Cynips psenens*). Schon im Alterthum unterschied man die zahme Feige von der wilden oder Ziegenfeige (*Caprificus*) und behauptete eine Begünstigung der Fruchtbildung der ersteren durch die letztere. Neuere Untersuchungen haben das überraschende Resultat zu Tage gefördert, dass beide Pflanzen differente Geschlechtsformen der ursprünglichen Art sind: die Ziegenfeige ist die männliche, die süsse Feige der weibliche Baum.

In den Blüthenständen des *Caprificus* befinden sich oben männliche, unten Gallenblüthen. Die letzteren sind weiblich, bilden aber keine Früchte, sondern nach dem Anstich durch *Cynips psenens* Gallen. Die aus letzteren ausfliegenden Gallwespen übertragen den Blüthenstaub des *Caprificus* auf die weiblichen Blüthen der cultivirten Feige, befördern die Fruchtbildung und ermöglichen die Entstehung keimfähiger Samen (Caprification) [164]). —

In Gebieten, wo eine reich entwickelte Insectenfauna lebt, treten die entomophilen Pflanzen viel mehr in den Vordergrund,

als in insectenarmen Landstrichen. Im hohen Norden, z. B. in Grönland, ist die Zahl der Insecten, besonders der blüthenbesuchenden, im Vergleich zur Flora eine geringe. Dieses Verhältniss spiegelt sich in der Thatsache wieder, dass dort die Autogamie vorherrscht. Man findet dort häufig, z. B. bei *Thymus Serpyllum, Menyanthes trifoliata* etc., die Staubfäden der Narbe mehr genähert, als an den im gemässigten Klima zur Ausbildung gelangten Individuen derselben Art. Die Weiden, die bei uns entomophil sind, scheinen in Grönland anemophil zu sein[165]). *Pedicularis hirsuta*, bei uns Bienenpflanze, wird auf Spitzbergen, wo die Bienen fehlen, autogam[166]). Es kann die Annahme nicht von der Hand gewiesen werden, dass die Autogamie, beziehungsweise Windblüthigkeit der genannten hochnordischen, bei uns entomophilen Pflanzen durch klimatische Verhältnisse hervorgerufen wurde, mithin als klimatische Anpassungsformen zu betrachten ist.

IV. Capitel.

Andere Formen der Hilfsbefruchtung und Uebergang von einer Form zur anderen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die umfangreichen Gruppen von ein- und zweihäusigen Windblüthlern, namentlich die grosse anemophile Hauptabtheilung des Gewächsreiches, die der Gymnospermen, älter als die insectenblüthigen Pflanzen sind. Diese Auffassung findet vor Allem ihre Stütze in der nahen Verwandtschaft, welche zwischen den Gymnospermen und den Pteridophyten besteht, ferner in der unvollkommeneren Ausbildung der Blüthen, wodurch die Anemophilen überhaupt, besonders aber die monoecischen und dioecischen, sich in so auffallender Weise von den Entomophilen unterscheiden.

Die Entomophilen sind mithin aus den Anemophilen abzuleiten. Wie man sich den Vorgang dieser Umwandlung zu denken habe, kann erst im nächsten Abschnitte vorgetragen werden. Hier genüge die Bemerkung, dass die Insecten sich den Blumen und diese den Insecten anpassen, ferner, dass in den Blüthen der ältesten Entomophilen der Nectar noch offen gelegen sein musste und erst später sich „Honigbergung“ einstellte, welche in den Falterblumen, wo der Nectar am tiefsten versteckt ist, den höchsten Grad der Vollendung erreichte[167]).

Da aber die nie stillstehende Entwicklung der organischen Welt, wenn auch im grossen Ganzen fortschreitend, doch im Einzelnen vielfach auch rückschreitend sich bewegt, so kann es nicht befremden, wenn wir in der derzeitigen Vegetation Uebergänge von den Windblüthigen zu den Insectenblüthigen und als Producte rückschreitender Metamorphose windblüthige Gewächse finden, die augenscheinlich aus Insectenblüthigen hervorgegangen sind oder einen Uebergang von diesen zu jenen erkennen lassen.

Die Pappeln sind ausgesprochene Anemophilen, wie schon ihr trockener Blüthenstaub und der völlige Mangel an Nectar lehren. Die den Pappeln nächstverwandten Weiden besitzen hingegen einen cohärenten Pollen, und sowohl ihre weiblichen, als ihre männlichen Blüthen sind mit Nectarien versehen. Schon diese Besonderheiten weisen auf Insectenbefruchtung hin, die indess durch directe Beobachtung ausser Frage gestellt wurde. Die Ausbeute an Honig, welche den Frühlingsinsecten zufällt, wenn sie blühende Weiden besuchen, ist sehr gering, und zweifellos würden diese Gewächse infolge ihrer noch unvollkommenen Anpassung an den Insectenbesuch nur spärlich befruchtet werden, wenn sie nicht zu einer Zeit blühen würden, in welcher ihnen noch wenig Concurrenz erwächst. Offenbar bieten uns die Weiden eine Uebergangsform von Windblüthigkeit zur Insectenblüthigkeit dar. Diese Anschauung wird durch den anemophilen Charakter der grönländischen Weiden (s. oben, p. 152) thatsächlich begründet. Ob die Windblüthigkeit der hochnordischen Weiden als Rückschlag oder als eine unvollkommene Entwicklungsstufe zu betrachten ist, wird nur entschieden werden können, wenn die Urheimat und die Wanderungen der Weiden klargestellt sind. Unter der wahrscheinlichen Annahme, dass sie erst durch Wanderung nach Grönland gekommen sind, wird es verständlich, dass erst die dortige Insectenarmuth die Veranlassung zu ihrer Anemophilie gab.

Als Beispiel für die Umwandlung ausgesprochener Entomophilen in Anemophilen sei die Ranunculaceen-Gattung *Thalictrum* angeführt. Die meisten Ranunculaceen sind, wie das häufige Auftreten von Nectarien, besonders die Honigbergung (z. B. bei *Aconitum*) lehrt, unzweifelhafte, ja zum Theil hochentwickelte Insectenblüthler. *Thalictrum minus* (Fig. 56) hat keinerlei Mittel zur Anlockung von Insecten, ist vielmehr ein ausgesprochener

Windblüthler geworden. Zur Zeit der Antherenreife hängen die Filamente schlaff und ungedeckt in der nach abwärts gekehrten Blüthe hinab, der Pollen hat seine Klebrigkeit fast ganz eingebüsst, das Perianth ist abgefallen, so dass weder der Austritt des Pollenstaubes aus der Blüthe, noch der Zutritt desselben zu den Narben gehindert wird. Man darf hier umsomehr eine Rückkehr zur Windblüthigkeit annehmen, als andere Arten dieser Gattung doch noch wenigstens eine Spur von Insectenblüthigkeit erkennen lassen, so z. B. *Thalictrum aquilegiaefolium*, deren lila gefärbte Staubfäden verschiedene befruchtend wirkende Insecten (z. B. Schwebefliegen) anlocken. Auch in anderen vorherrschend entomophilen Pflanzenfamilien, z. B. Rosaceen, Compositen, hat man ähnliche Rückschläge zur Anemophilie beobachtet, so unter den ersteren bei *Poterium Sanguisorba*, unter den letzteren bei der Gruppe der Artemisiaceen [168]).

Fig. 56.

Blüthe von *Thalictrum minus*. *A* Blüthe mit Perianth *s*, die Antheren *a* haben sich noch nicht geöffnet *B* Stempel dieser Blüthe mit bereits empfängnissfähigen Narben. *C* Blüthe mit geöffneten Antheren an schlaffen Filamenten, *st* Stempel, wie in *B*; das Perianth ist bereits abgefallen. (Nach Herm. Müller.)

Fig. 57.

Blüthe von *Marcgravia nepenthoides*. (Nach Hermann Müller.)

Andere Formen der Hilfsbefruchtung. Seltener als durch Wind oder Insecten erfolgt die Befruchtung der Blüthen unter Mitwirkung anderer Vehikel, nämlich durch das Wasser, durch Vögel oder Schnecken.

Wasserblüthler (Hydrophilen). Das bekannteste und lange vor der heutigen biologischen Epoche beobachtete hierhergehörige Beispiel bildet *Vallisneria spiralis* (s. Bd. II, p. 255). Die Pflanze ist dioecisch. Die weiblichen Inflorescenzen stehen an langen, schraubig

gewundenen Stielen, welche so lange weiter wachsen, bis die Blüthen auf der Oberfläche des Wassers schwimmen. Jetzt erst öffnen sich diese Blüthen. Die an kurzen Stielen befindlichen unter Wasser getauchten männlichen Blüthen lösen sich los und gelangen gleichfalls auf die Oberfläche des Wassers, woselbst sie den Pollen entlassen. Die befruchteten weiblichen Blüthen gelangen durch abermalige schraubige Einrollung der Inflorescenzaxe unter Wasser, woselbst die Fruchtbildung sich einstellt. Unter den bei uns vorkommenden submersen Pflanzen scheint blos *Ceratophyllum* ein Wasserblüthler zu sein. Einige Wasserpflanzen sind nur unter besonderen äusseren Verhältnissen befähigt, unter Wasser zu blühen, z. B. die der *Victoria regia* verwandte *Euryale ferox*, welche bei trübem Wetter ihre Blüthen über dem Wasser durch einige Zeit mehrere Stunden des Tages geöffnet hält, sonst aber untergetaucht befruchtet wird, wobei aber nach neueren Angaben ein Oeffnen der Blüthe nicht stattfindet [169]).

Fig. 58.

Blüthe einer *Solandra*-Art (Solanacee), von einem Kolibri (*Heliothrix aurita*) besucht. 1/2 der natürl. Grösse. (Aus Brehm's „Thierleben".)

Die meisten Wasserpflanzen öffnen unter allen Verhältnissen ihre Blüthen über dem Wasser und werden dann entweder durch Insecten befruchtet (*Hottonia*, *Nymphaea*, *Alisma* etc.), oder sind anemophil, wie die *Myriophyllum*-Arten [170]).

Vogelblüthler (Ornithophilen). In diese Kategorie gehören einige tropische Pflanzen, welche durch kleine, von Blumenhonig lebende Vögel (Kolibris und Nectarinien) befruchtet werden. Ein sehr bezeichnendes, hierhergehöriges Beispiel beschreibt der englische Naturforscher Thomas Belt (1874) mit folgenden Worten: „Die Blüthen der in Nicaragua vorkommenden, sich hoch erhebenden kletternden *Marcgravia* (Fig. 57) stehen in einem Kreis beisammen, der wie ein nach abwärts gekehrter Kronleuchter aussieht. Von der Mitte des Blüthenkranzes hängen zahlreiche krugförmig gestaltete Gefässe (Nectarien) herab, welche zur Blüthezeit, nämlich im Februar und März, von einer süsslichen Flüssigkeit erfüllt sind. Dieselbe lockt Insecten an, mit diesen erscheinen zahlreiche insectenfressende Vögel, namentlich viele Kolibri-Arten. Die Gestalt der mit abwärts hängenden Staubgefässen versehenen Blüthen ist so beschaffen, dass die Vögel, um zu den Nectarien zu kommen, den Blüthenstaub abstreifen müssen, der dann nothwendigerweise auf eine andere Pflanze übertragen wird [171]."

Im tropischen Amerika sind es unter den Vögeln fast ausschliesslich *) Kolibris, welche als Kreuzungsvermittler auftreten. Ihr Flug gleicht dem der Schwärmer, und wie diese schweben die honigsuchenden Kolibris längere Zeit über der Blüthe. Nicht nur aus langen, über 15 *cm* messenden Blüthenröhren (s. Fig. 58) schöpfen manche dieser Vögel den Nectar, auch sehr kleinen Blumen können die kleinsten (etwa dem Taubenschwanz, *Macroglossa stellatarum* vergleichbaren) Kolibris den Honig entnehmen.

Es sei noch bemerkt, dass nach einigen vereinzelten Beobachtungen manche Pflanzen, z. B. *Calla palustris* und *aethiopica*, *Chrysosplenium* u. a., gelegentlich oder constant durch den Besuch von Nacktschnecken befruchtet worden. Man hat solche Pflanzen als Schneckenblüthler (Malacophilen) bezeichnet.

V. Capitel.

Die Wechselbefruchtung.

Es wurde in diesem Abschnitte bereits mehrfach auf den häufigen Eintritt der Wechselbefruchtung im Pflanzenreiche hin-

*) Es wird angegeben, dass die in Südbrasilien vorkommenden *Carolinea*-Arten, welche grosse, mit ausserordentlich langen Staubfäden versehene Blüthen besitzen, nicht von Kolibris, sondern von Spechten und anderen grösseren

gewiesen und gezeigt, dass in manchen Fällen trotz Hermaphroditismus der Blüthen die Eigenbefruchtung geradezu ausgeschlossen erscheint.

In diesem Capitel soll die Frage beantwortet werden, wie weit die Wechselbefruchtung im Pflanzenreiche sich erstrecke, wie sich Pflanzen mit völlig gleichartig ausgebildeten Zwitterblüthen bei künstlich eingeleiteter Selbst- und Wechselbefruchtung verhalten, und inwieweit eine Kreuzung zwischen Varietäten, Arten, Gattungen, überhaupt zwischen ungleichartigen Pflanzen möglich sei, ein Gegenstand, der auch nur im Wege des Experimentes erledigt werden kann.

1. Wechselbefruchtung gleicher oder doch anscheinend gleicher hermaphroditischer Formen. Es ist von Darwin, Hildebrand u. A. nachgewiesen worden, dass selbst in jenen Fällen, wo die Eigenbefruchtung ebenso gut möglich ist wie die Wechselbefruchtung, die letztere in mehrfacher Beziehung ein besseres Resultat liefert: die Befruchtung tritt nicht nur sicherer ein, es ist auch die Keimfähigkeit der erzielten Samen eine grössere, und die entstehenden Pflanzen werden höher und kräftiger.

Bis jetzt wurde keine einzige Pflanze bekannt, welche, zur Selbst- und Wechselbefruchtung befähigt, bei Kreuzung keine keimfähigen Samen gegeben hätte, wohl aber kennt man zahlreiche Fälle, wo bei künstlicher Einleitung der Selbstbefruchtung in der Blüthe der genannten Pflanze gar kein oder ein nur geringes Befruchtungsresultat erzielt wurde. Es ist unverkennbar, dass bei Pflanzen solcher Art die Kreuzung das günstigere Verhältniss ist. — Allein man kann sich einstweilen gar keine Rechenschaft darüber geben, warum bei Pflanzen, welche sowohl die Eignung zur Selbst-, als zur Wechselbefruchtung haben, die eine Art zur Autogamie geeignet ist, die andere nicht, denn selbst sehr nahe verwandte, in dem Blüthenbau wenigstens anscheinend gar nicht differirende Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung oft sehr verschieden. So wurde beispielsweise für *Brassica oleracea* constatirt, dass sowohl Selbstbefruchtung, als Kreuzung zur Ausbildung reichlicher keimfähiger Samen führt, während *B. campestris* nur durch Wechselbefruchtung ein günstiges Befruchtungsresultat liefert [172].

Vögeln befruchtet werden). (Herm. Müller, in Schenk's Handbuch der Botanik Bd. I, p. 17.)

Wenn Pflanzen, bei welchen Selbst- und Wechselbefruchtung gleich möglich ist, auf einem und demselben Boden Jahre hindurch cultivirt und untereinander gekreuzt werden, so zeugen sie nicht so kräftige Nachkommen, als wenn die Wechselbefruchtung mit gleichen, aber auf anderen Standorten erwachsenen Individuen vorgenommen wurde. Nebeneinander cultivirte Gartenwindlinge (*Ipomoea*), durch neun Jahre untereinander gekreuzt, wurden mit anderweitig gekreuzten Individuen der gleichen Varietät verglichen. Die durchschnittliche Höhe der durch die erste Art der Kreuzung entstandenen Pflanzen verhielt sich zu der nach zweiter Art hybridisirten wie 78 : 100, die Fruchtbarkeit der ersteren zu der der letzteren wie 51 : 100 (Darwin).

Die Ursache der günstigen Wirkung der Wechselbefruchtung gleicher Pflanzenformen wird mit Recht auf eine dem Organismus zugute kommende Wirkung verschiedener äusserer Einflüsse zurückgeführt. Die geänderten Vegetationsbedingungen rufen in den Fortpflanzungszellen gleich erscheinender oder verschiedener Individuen geringe, nicht wahrnehmbare Verschiedenheiten hervor, welche begünstigend auf die Befruchtung wirken. Nur unter dieser Voraussetzung erklärt es sich, warum der Pollen mancher sich leicht kreuzender Pflanzen (z. B. von *Corydalis cava*, *Esscholtzia*, *Reseda*) in der eigenen Blüthe keine Wirkung ausübt, und weshalb Kreuzung verschiedener Blüthen desselben Stockes zumeist nicht anders wie als Selbstbefruchtung wirkt, den Nachkommen also keinen Vortheil bringt.

Darwin hat schon im Jahre 1862, hauptsächlich auf Grund seiner Untersuchungen über Orchideen, den Satz ausgesprochen, dass die Natur vor beständiger Eigenbefruchtung zurückschrecke, und später durch ein geradezu erdrückendes Beobachtungsmaterial seinen damaligen Ausspruch im Einzelnen begründet. Die Mehrzahl der Pflanzen ist auf Insectenbefruchtung angewiesen; darunter sind viele zur Wechselbefruchtung besonders adaptirt. Aber auch jene Pflanzen, welche sich selbst befruchten können, indess auch der Wechselbefruchtung unterliegen, bringen gewöhnlich nur im letzteren Falle reichlichen Samen und kräftige Nachkommen hervor. Wenn solche Pflanzen Generationen hindurch zwangsweise selbstbefruchtet werden, so vermindert sich ihre Fruchtbarkeit und sie werden auch sonst geschwächt, so dass in der That angenommen werden muss, dass derartige Gewächse doch wenigstens zeitweise der Wechselbefruchtung unterliegen.

2. Bastarde von Varietäten der gleichen Species. Sie entstehen ausserordentlich leicht und zeichnen sich häufig durch eine geradezu gesteigerte Fruchtbarkeit aus. Die Varietäten neigen ausserordentlich zur Bastardbildung (Hybridisation). Wenn auf einem Beete verschiedene Varietäten von Kohl oder Bohnen stehen, so erhält man fast nur gekreuzte Formen, d. h. die aus den Samen hervorgehenden Pflanzen geben sich als Bastarde zu erkennen. Die Neigung der Varietäten zur Kreuzung ist, wie Darwin zuerst betonte, so gross, dass selbst Formen, welche zur strengsten Eigenbefruchtung eingerichtet erscheinen, leicht bastardiren. Ein ausgezeichnetes hiehergehöriges Beispiel bietet der Sauerdorn. Die Staubfäden desselben schnellen bekanntlich mit ihren Antheren gegen die Narben, sobald sie mit einem spitzen Gegenstand am Grunde berührt werden, und zweifellos führt der Insectenbesuch dahin, alle Antheren mit den Narben in Berührung zu bringen. Dies scheint wohl auf Eigenbefruchtung hinzuweisen; nichtsdestoweniger kreuzen sich, wie Darwin mittheilt, nebeneinander stehende Varietäten des Sauerdorns so leicht, dass in der Nachkommenschaft fast keine reine Form zu finden ist. In diese Kategorie sind die durch Heterostylie ausgezeichneten Pflanzen zu stellen: sie können als Spielarten betrachtet werden, bei welchen der Varietätencharakter äusserlich nicht oder nur undeutlich zum Ausdrucke gelangt. Es wurde schon angegeben, dass diese Pflanzen sich geschlechtlich am erfolgreichsten durch „legitime“ Befruchtung verbinden, also dann, wenn Blüthen ungleicher Ausbildung (z. B. lang- und kurzgriffelige) sich kreuzen (s. oben, p. 131 und ffd).

3. Artbastarde. Im Gegensatze zu den Varietäten einer Art stellen sich bezüglich der Kreuzung die Arten einer Gattung: die Kreuzung gelingt hier entweder schwierig oder gar nicht, und die neu entstandenen Formen sind unfruchtbar oder zeigen eine verminderte Fruchtbarkeit.

Durch Kreuzung verschiedener Species entstehen die Bastarde oder Blendlinge im engeren Sinne (Artbastarde; man kann indess auch von durch Kreuzung von Varietäten entstandenen Bastarden sprechen). Gelingt die Wechselbefruchtung ungleicher Arten, so entstehen Abkömmlinge, welche theils die Eigenschaften des Vaters, theils die der Mutter an sich tragen.

Einzelne Bastardformen sind seit langer Zeit bekannt. Aber erst gegen Ende des vorigen und am Anfange dieses Jahrhunderts

haben einige Forscher (namentlich Köhlreuter in Deutschland und A. Knight in England) diesem Gegenstande grössere Aufmerksamkeit zugewendet; und erst Darwin's umfassende Forschungen über Kreuzung bewiesen die hohe Bedeutung dieses später von Wichura, Hildebrand, Focke und zahlreichen anderen Forschern vielfach verfolgten Vorganges [173]).

Die erste absichtlich ausgeführte künstliche Kreuzung gelang dem englischen Gärtner Fairchild zu Anfang des vorigen Jahrhunderts: es war die Verbindung von *Dianthus barbatus* mit *D. caryophyllus*. Später hat Köhlreuter *Nicotiana rustica* und *N. paniculata*, A. Knight sogar Mandel und Pfirsich erfolgreich gekreuzt.

Seit jener Zeit ist eine ausserordentlich grosse Zahl sogenannter Artbastarde bekannt geworden. Selten gelingen Bastarde verschiedener Gattungen; dem schon mitgetheilten Beispiele sei noch ein wohlbegründeter Fall beigefügt: die Bastardirung der beiden Grasgattungen *Aegilops* und *Triticum*. Indess ist es unmöglich, eine absolute Grenze zwischen Art und Gattung zu ziehen, und die Fähigkeit zweier Gattungen zur Bastardirung beweist nur ihre relativ nahe Verwandtschaft, denn es muss als ein unumstössliches Gesetz betrachtet werden, dass, je näher zwei Pflanzen mit einander verwandt sind, desto leichter können dieselben durch Kreuzung verbunden werden.

Es gelang also, Arten zu kreuzen, sogar Gattungen; Artbastarde kommen sehr häufig vor, Gattungsbastarde gehören zu den Seltenheiten.

Manche Artbastarde zeichnen sich durch ausserordentliche Kräftigkeit aus, andere erscheinen hingegen zwerghaft oder verkümmert, wieder andere im Vergleiche zu den Eltern unverändert. Bastarde von Eichen, Erlen, Ulmen und Föhren hat man ihres kräftigen Wuchses halber zur Waldcultur empfohlen. Durch Kreuzung der canadischen Pappel (*Populus monilifera*) mit der Pyramidenpappel wurden Bastarde erhalten, welche schon im zwölften bis fünfzehnten Jahre zu einer Höhe emporwuchsen, die von den Eltern erst in drei- bis viermal so hohem Alter erreicht wird.

Alle Artbastarde haben das Gemeinsame, nur in geringem Grade fruchtbar oder gänzlich steril zu sein. Je divergenter und constanter zwei sich kreuzende Arten sind, desto geringer ist in der Regel deren Fruchtbarkeit.

Es gibt auch Bastarde, welche durch Wechselbefruchtung eines Artbastardes mit einer reinen Art oder zweier Artbastarde entstanden sind. Je mehr Individualitäten in einem Bastarde verschmelzen, desto geringer ist seine Fruchtbarkeit. Während der Mischling von *Salix incana* mit *purpurea* noch

Fig. 59.

C Blatt eines Bastardes von *Salix caprea* mit *Salix viminalis*. *A* Blatt von *S. caprea*, *B* Blatt von *S. viminalis*. (Nach Wichura.)

zahlreiche keimfähige Samen liefert, entsteht durch Hybridation dieses Bastardes mit *Salix cinera* bereits ein unfruchtbarer Organismus. Durch künstliche Bastardirung ist es (bei Weiden) gelungen, nicht weniger als sechs als Species anerkannte Formen in einem Bastarde zu vereinigen (Wichura).

Auf Bastarde überkommene Eigenschaften der Eltern sind nicht nur morphologischer, sondern auch physiologischer Natur. Werden Weidenarten gekreuzt, so hält das Blatt des Bastardes in der Regel die Mitte zwischen den Blattformen der Eltern (Fig. 59). Form und Bau der Blüthe, Farbe des Perianths, Gestalt und sonstige Charaktere der Früchte verhalten sich bei Bastarden, verglichen mit den Stammeltern, fast immer intermediär. Dass auch die physiologischen Eigenthümlichkeiten in den Hybriden gemischt erscheinen, lehrt unter Anderem folgendes Beispiel: Wird eine frühblühende Varietät mit einer spätblühenden gekreuzt, so liegt die Blüthezeit des Bastardes in der Mitte zwischen den Blüthezeiten der Eltern.

Die Erfolge der Kreuzung geben sich in der Regel erst in der nächsten Generation zu erkennen, nämlich in jenen Pflanzen, welche aus den Samen der gekreuzten Individuen hervorgehen. Doch hat man auch in manchen Fällen schon die Früchte gekreuzter Blüthen mit von Vater und Mutter herrührenden Eigenthümlichkeiten begabt gefunden. So constatirte Hildebrand, dass bei Kreuzung zweier durch verschiedene Form, Grösse und Farbe ausgezeichneter Apfelsorten schon unmittelbar aus den wechselseitig befruchteten Blüthen sich Bastardfrüchte entwickelten; ferner wurden ähnliche Mischlingsfrüchte von Citronen und Orangen beobachtet.

Es sei hier auch jener merkwürdigen Bastardirungserscheinung gedacht, welche als Dichotypie beschrieben wurde. Wenn zwei typische Species oder Varietäten sich kreuzen, so kann es vorkommen, dass an ein und derselben Pflanze oder an demselben Stocke Blüthen beider Typen entstehen. So wurden durch Kreuzung von *Anagallis caerulea* und *A. phoenicea* Bastardstöcke erhalten, welche theils mit den blauen Blüthen der ersteren, theils mit den menigrothen der zweiten geschmückt waren [174].

VI. Capitel.

Einrichtungen zur Selbstbefruchtung.

Als man die zahlreichen der Kreuzung dienenden Einrichtungen und die grossen Erfolge der Wechselbefruchtung selbst an homogamen Hermaphroditen kennen lernte, glaubte man, dass

Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche nicht oder nur ausserordentlich selten vorkomme.

Spätere Untersuchungen haben diese Meinung sehr eingeschränkt; es wurde schon im vorigen Capitel auf den Eintritt der Selbstbefruchtung als einer im Pflanzenreiche gar nicht so selten vorkommenden Erscheinung hingewiesen.

Obwohl nun, wie oben dargelegt wurde, im grossen Ganzen die Autogamie im Vergleiche zur Kreuzung das weitaus ungünstigere Verhältniss ist, existiren nach den Untersuchungen von H. v. Mohl, Darwin und zahlreichen anderen Forschern Gewächse, deren Blüthen zur Selbstbefruchtung geradezu besonders eingerichtet sind. Zu diesen specifisch autogamen Pflanzen gehören vor Allem jene, welche im Gegensatze zu den gewöhnlichen offenen (chasmogamen) geschlossene (kleistogame) Blüthen hervorbringen. Es sind dies Blüthen, welche zur Zeit der Befruchtung geschlossen bleiben und auch nicht durch Insecten geöffnet werden können, wie etwa die maskirten Blüthen von *Antirrhinum majus* (s. oben, p. 64, 146).

Die Erscheinung der Kleistogamie (Kuhn) ist weit seltener als die der Chasmogamie (Axell). Die kleistogamen Blüthen sind gewöhnlich durch starke Reduction der Perianth- und selbst der Geschlechtsorgane, besonders der Antheren, ausgezeichnet.

Es gibt Pflanzen, welche nur kleistogame Blüthen hervorbringen, z. B. *Polycarpum tetraphyllum* (Paronynchiee), andere, welche gleichzeitig oberirdische chasmogame und unterirdische kleistogame Blüthen tragen (amphikarpe Gewächse, s. oben, p. 20); endlich Gewächse, welche zu einer Zeit chasmogame, zu einer anderen Zeit kleistogame Blüthen erzeugen. So erzeugt *Oxalis Acetosella* und *Viola odorata*, wenn aus den offenen Blüthen bereits Früchte entstanden sind, zweite, geschlossene Blüthen.

Zahlreich sind die Gewächse, welche zur Zeit günstigster Vegetation chasmogam, zur Zeit grosser Trockenheit oder niederer Temperatur kleistogam sind. *Diclipedra assinguis Gris.* bringt in Westindien von Jänner bis Februar geschlossene, im April offene Blüthen hervor [175]). In milden Wintern erzeugen *Cerastium arvense*, *Holosteum umbellatum*, *Lamium amplexicaule* nur kleistogame Blüthen [176]). *Primula sinensis* wird im Gewächshause, *Erodium*-Arten durch Zimmercultur häufig kleistogam. Es ist überhaupt die Kleistogamie in der Regel Folge ungünstiger Vegetationsbedingungen und stellt sich wohl stets als eine Verkümmerungserscheinung dar.

Die Befruchtung der kleistogamen Blüthen erfolgt in zweierlei Weise; entweder öffnen sich die Antheren und die Pollenkörner kommen auf die Narbe, oder es bleibt die Anthere geschlossen und es treiben die Pollenkörner aus den Antherenfächern die Schläuche, welche in die Narbe eindringen, z. B. bei den kleistogamen Blüthen von *Oxalis Acetosella*, *Viola odorata*. Ascherson hat die Blüthen der ersten Art als chasmantherisch, die der letzteren Art als kleistantherisch bezeichnet.

Die Menge des Pollens ist in kleistogamen Blüthen eine geringe, jedenfalls eine im Vergleiche zu offenen Blüthen verschwindend kleine (nach Darwin bringt eine kleistogame Blüthe von *Viola nana* blos 100 Pollenkörner hervor, eine normale Blüthe der *Paeonia* aber mehr als 3 Millionen). Indess werden in solchen Blüthen doch gewöhnlich keimfähige Samen erzeugt. Nach Darwin liegt die Bedeutung der Selbstbefruchtung durch Kleistogamie darin, bei möglichst geringem Verbrauche von Zeugungsstoffen doch eine grosse Samenmenge zu erzielen.

Die Selbstbefruchtung wird durch Rückgang oder Verlust der Mittel zur Anlockung von Insecten begünstigt, wenn also die Blüthen nach Grösse und Form unscheinbar werden, Geruch und Nectarabscheidung sich verringern oder verschwinden, die Pollenmenge abnimmt, und kann, wie oben bezüglich der in Grönland autogam gewordenen, sonst entomophilen Pflanzen bemerkt wurde (p. 152), auch durch partielle Reduction der Geschlechtsorgane erfolgen, wenn dadurch die Antheren in die Nähe der Narben gelangen.

Selbst naheverwandte Pflanzen können bezüglich der Art der Befruchtung die grössten Unterschiede zeigen. So ist die gewöhnliche *Viola tricolor* auf das vollkommenste zur Insectenbefruchtung, hingegen die unscheinbare *Viola arvensis* (*V. tricolor var. arvensis*) zur Autogamie eingerichtet. *Salvia hirta*, den anderen zur Wechselbefruchtung besonders adaptirten Salbeiarten sehr nahe verwandt, ist zur Eigenbefruchtung eingerichtet; ja selbst eine zur Autogamie geeignete Orchidee ist von Darwin aufgefunden worden, nämlich *Cephalanthera grandiflora*. — Als Beispiel einer Pflanze, welche sowohl zur Eigen-, als zur Wechselbefruchtung eingerichtet erscheint, sei *Hesperis tristis* genannt, welche durch ihre fahle Blüthenfarbe wohl nur wenige Insecten anlocken dürfte; auch duften die Blüthen dieser Crucifere während des Tages nicht.

Mit einbrechender Nacht beginnen die Blüthen zu duften und locken erwiesenermassen reichlich nächtliche Insecten an. Die zwei kurzen Staubfäden dieser tetradynamischen Blüthe (s. Bd. II, p. 266) liegen von der Narbe zu entfernt, um zur Selbstbefruchtung zu dienen, befinden sich aber so nahe den Nectarien, dass der Rüssel eines honigsuchenden Insectes den Pollen von diesen Staubfäden abstreifen muss. Diese beiden kurzen Staubfäden dienen also wohl der Wechselbefruchtung, hingegen die vier langen Staubfäden, deren Antheren sich in der Nähe der Narbe befinden, der Autogamie. Aehnlich so dürften sich auch andere Cruciferen, soferne ihnen nur Mittel zur Anlockung von Insecten zukommen, verhalten [177].

VII. Capitel.

Die Schutzeinrichtungen der Blüthen.

Die Blüthen vieler Pflanzen erscheinen durch besondere Einrichtungen befähigt, sich vor häufiger vorkommenden, schädigenden Einwirkungen zu bewahren.

Der Pollen sehr vieler Blüthen ist durch sehr verschiedenartige Einrichtungen gegen die Nachtheile vorzeitiger Befeuchtung geschützt (Kerner, 1873). Fehlten diese Schutzmittel, so würde der Blüthenstaub, noch bevor er befruchtend gewirkt hat, zugrunde gehen oder zeugungsunfähig werden. Bei *Iris* sind die Narben breit, blattartig ausgebildet und durch ihre nach unten concave Krümmung so geformt, dass der auffallende Regen nicht die knapp unter ihnen befindlichen Staubblätter benetzen kann. Unter diesem schirmenden Dache harrt der unversehrte Pollen der zum Vollzuge der Befruchtung nöthigen Insecten. Sehr häufig sind jene Fälle, wo das Perianth, oder bestimmte Theile desselben, die Staubblätter so bedecken, dass weder Regen noch Thau zu dem Blüthenstaube gelangen kann. Es sei in dieser Beziehung an die maskirten Blüthen (z. B. von *Antirrhinum majus*), an die helmartigen, corollinischen, die Stamina beschützenden Kelchblätter der *Aconitum*-Arten erinnert. Ausserordentlich häufig kommt es vor, dass die Oeffnung der Blüthe infolge Krümmung der Blüthenaxe nach abwärts gekehrt ist (z. B. bei *Galanthus nivalis*, *Campanula*-Arten, Linde etc.), wodurch gleichfalls der Zutritt des Wassers zum Androeceum unmöglich

gemacht wird. Auch sei hier an die Thatsache erinnert, dass viele Blüthen und Blüthenköpfe bei grosser Luftfeuchtigkeit und Regen infolge hoher Turgescenz sich schliessen und sich so gegen Benetzung des Pollens schützen (p. 63). Dies sind nur einige wenige, besonders einleuchtende Specialfälle aus der grossen Zahl einschlägiger Anpassungsformen. Es sei nur noch bemerkt, dass alle hierhergehörigen Schutzeinrichtungen desto vollendeter auftreten, je geringer die Menge des in der Blüthe erzeugten Pollens ist, je ungünstiger die klimatischen Verhältnisse sich während der Befruchtungszeit gestalten, und je kürzer die Periode ist, in welcher die (durch Insecten vermittelte) Befruchtung vollzogen wird [178]).

Noch mannigfaltiger gestalten sich die in den Blüthen der Entomophilen zum Schutze gegen schädigende Insecten getroffenen Schutzeinrichtungen (Kerner, 1876). Wie die Blüthen sich dem für den Bestand der betreffenden Pflanzen vortheilhaften Insectenbesuche anpassten, so mussten sich auch Schutzeinrichtungen gegen gefährliche Gegner aus der Insectenwelt ausbilden, sollte nicht der Bestand solcher Pflanzen gefährdet sein.

Durch die Lockmittel, welche den Blüthen zu Gebote stehen: durch Farbe, Geruch und Genussmittel, werden nicht nur der Befruchtung förderliche, sondern auch zahlreiche gefrässige, die Befruchtung hindernde, den Nectar raubende oder verschleppende, oder sonst den Pflanzen schädliche Insecten und andere Thierchen angelockt. Als besonders schädlich erweisen sich Ameisen, Blattläuse, Asseln und Nacktschnecken. Aber auch Wiederkäuer und andere weidende Säugethiere wirken insoferne schädigend, als sie das Laub, in welchem die Baustoffe der Blüthen erzeugt werden, abfressen. Höchst merkwürdig ist es, dass diese Thiere wohl das Laub der verschiedenen Pflanzen abweiden, die Blüthen aber gewöhnlich verschmähen. Jene Gerüche, welche die Insecten anlocken, scheinen die Wiederkäuer abzustossen, und während die letzteren die Blätter von *Achillea Millefolium*, *Convallaria majalis*, *Verbascum*-Arten etc. fressen, berühren sie die Blüthen dieser Pflanzen nicht.

Durch haarige, borstige und stachelige Ueberzüge an den oberirdischen Vegetationsorganen schützt die Pflanze ihre Blüthe vor Raupen und Schnecken, besonders erfolgreich dann, wenn diese Organe, was ja sehr häufig der Fall ist, ihre Spitzen nach abwärts kehren. Blattläusen, welche auf den grünen Theilen

vieler Pflanzen vorkommen, wird der Zutritt zu den Blüthen häufig durch wollige oder spinnwebenartige, an Blüthenstielen, Kelchen etc. vorkommende Haarüberzüge verwehrt.

Das Aufkriechen der bekanntlich sehr gefrässigen und zuckergierigen Ameisen und auch anderer kriechender Thiere wird oft durch klebrige Aussonderungen an Stengeln, Blüthenspindeln, Blüthenstielen etc. verhindert. Das bekannteste Beispiel in dieser Beziehung ist die Pechnelke (*Lychnis Viscaria*); aber zahlreiche andere Pflanzen, von denen hier blos *Silene muscipula*, *Holosteum glutinosum* und *Robinia viscosa* genannt sein mögen, sind in der gleichen Weise eingerichtet. *Epimedium alpinum* lässt das Aufkriechen der schädlichen Insecten fast bis zur Blüthe zu, in diese selbst können die Thierchen aber nicht gelangen, da die die Blüthen unmittelbar tragenden Stielchen von klebrigen Ausscheidungen bedeckt sind.

Fig. 60.

Vergr. 2. Längsdurchschnitt durch eine kurzgriffelige Blüthe von *Menyanthes trifoliata* (Nach Kerner.)

Ueber der Nectarhöhle von *Menyanthes trifoliata* befindet sich ein von der Innenwand der Corolle ausgehendes Gewirre von Haaren, wodurch grösseren und mit langen Rüsseln versehenen Insecten der Zugang in's Innere der Blüthen verwehrt wird. Auch bei *Lycopus*, *Thymus* und zahlreichen anderen Pflanzen kommt eine ähnliche Schutzeinrichtung vor. — Seit langer Zeit wissen die Gärtner Topfgewächse vor aufkriechenden Asseln, Ameisen etc. zu schützen, indem sie die Blumengeschirre auf leere umgestürzte Töpfe in mit Wasser gefüllte Schalen stellen. Sind die Untersätze auch nur durch eine ganz schmale Wasserschichte isolirt, so sind die auf denselben stehenden Pflanzen vor aufkriechenden Insecten bewahrt. In gleicher Weise sind viele entomophile, ihre Blüthenspindeln über die Wasserfläche von Teichen, Gräben, Bächen etc. erhebende Pflanzen gegen kriechende Thierchen geschützt, z. B. *Alisma Plantago*, *Sagittaria*, *Nuphar* etc. Ganz besonders merkwürdig ist *Polygonum amphibium* eingerichtet. Die Pflanze steht entweder im Wasser oder auf mehr oder minder feuchtem, überschwemmt gewesenem Boden. Im ersteren Falle ist selbstverständlich ein besonderer Schutz gegen aufkriechende Insecten nicht nothwendig; im letzteren Falle entwickeln die oberen Stengeltheile, Blüthenspindel und Blüthenstiele, ja selbst die

oberen Laubblätter Drüsenhaare, welche reichlich eine klebende Flüssigkeit ausscheiden, deren biologische Bedeutung nach dem früher Mitgetheilten sich von selbst versteht. Kommt die Pflanze später wieder unter Wasser, so entwickeln sich nur glatte, nicht klebende Laub- und Blüthensprosse.

Von vielen anderen Schutzeinrichtungen sei noch die folgende, höchst auffällige und bezüglich ihrer biologischen Bedeutung sehr einleuchtende genannt. Nicht wenige Pflanzen mit gegenständigem Laube bilden dadurch an den Internodialgrenzen förmliche Wasserreservoirs, dass die gegenüberliegenden Blätter mit einander zu einer geschlossenen, nach oben concaven Fläche verwachsen. In diesen Höhlungen sammelt sich nach jedem Regen reichlich Wasser an, welches kriechenden Insecten den Aufstieg versperrt. Solche Wasserbehälter kommen z. B. bei *Dipsacus laciniata*, *Gentiana lutea* vor, und nicht selten finden sich darin reichlich ertrunkene Thierchen [179]).

Schliesslich sei hier noch an die ausserhalb der Blüthe auftretenden Nectarien erinnert, durch welche Ameisen angelockt und vom Blüthenbesuche abgelenkt werden (s. oben, p. 98).

VIII. Capitel.

Apogamie.

An einigen wenigen, sehr verschiedenen Abtheilungen des Gewächsreiches angehörigen Pflanzen wurde die Beobachtung gemacht, dass ohne jede Zeugung Samen oder Embryonen gebildet werden. Selbstverständlich kann es sich hier nur um Gewächse, welche den Verwandtschaftskreisen von Geschlechtspflanzen angehören, handeln. Sowohl bei Phanerogamen als bei Kryptogamen wurde dieses merkwürdige Verhältniss constatirt. Am bekanntesten sind folgende zwei Fälle: *Caelebogyne illicifolia J. Smith*, eine neuholländische Euphorbiacee, wird in unseren Gärten nicht selten cultivirt. Sie ist hier nur in weiblichen Exemplaren bekannt, welche aber trotzdem Samen hervorbringen (J. Smith). Der zweite Fall bezieht sich auf *Chara crinita Wallr.*, einer am Grunde stehender Gewässer in fast ganz Europa auftretenden dioecischen Alge, welche nur an wenigen Standorten in männlichen Exemplaren gefunden wurde. Im ganzen Norden Europas kommen nur weibliche Exemplare vor, die aber nichts-

destoweniger keimfähige Früchte ausbilden. Man hat diese Embryobildung ohne vorhergegangene Befruchtung als Parthenogenesis bezeichnet. Später wurden noch andere ähnliche Fälle bekannt, z. B. bei *Antennaria alpina, Funkia ovata*, Saprolegniaceen [180]).

Die Entstehung der Embryonen von *Funkia* ist in neuerer Zeit von Strasburger eingehend studirt worden [181]). Die im Embryosack vorhandene Eizelle wird durch den Pollenschlauch befruchtet, bildet aber keinen Keim aus; es entstehen vielmehr aus den im Scheitel des Knospenkerns gelegenen Zellen mehrere Adventivembryonen. Es herrscht also Polyembryonie, die auch bei *Caelebogyne* constatirt wurde. Hier entstehen blos Adventivembryonen, aus welchen die Keime der Samen hervorgehen. Dieser Fall unterscheidet sich von der Embryoerzeugung der *Funkia* dadurch, dass die Thätigkeit des männlichen Zeugungsstoffes ausgeschlossen ist. Es scheint, dass die Polyembryonie der Angiospermen gewöhnlich auf die Entstehung von Adventivembryonen zurückzuführen sei.

Die Parthenogenesis ist nur ein specieller Fall einer allgemeinen, nunmehr schon bei sehr verschiedenen Pflanzen constatirten Erscheinung, welcher man den Namen Zeugungsverlust, Apogamie (De Bary, 1878) gegeben hat, und die das Charakteristische hat, dass die Pflanzen statt durch normale Zeugung auf ungeschlechtlichem Wege Embryonen oder andere Fortpflanzungsorgane, z. B. Brutknospen, Sprosse etc., hervorbringen.

Ausser den schon mitgetheilten wären als charakteristische Fälle noch folgende hervorzuheben: *Pteris cretica* ist ein bei uns cultivirter Farn, dessen Prothallien allerdings hin und wieder Antheridien, aber keine Archegonien hervorbringen. Nichtsdestoweniger entstehen an den Prothallien Laubsprosse, und zwar gerade an jenen Stellen, an welchen sonst Archegonien auftreten. Die Prothallien von *Asplenium falcatum* bringen entweder gar keine Geschlechtsorgane oder Antheridien, hin und wieder sogar Antheridien und Archegonien hervor. Wie die Prothallien auch beschaffen sein mögen, stets entstehen an Stelle der Archegonien Adventivsprosse [182]). Sehr bekannt ist, dass *Allium sativum* (Knoblauch) gar keinen Samen hervorbringt, dafür treten in den Blüthenständen zahlreiche Brutzwiebelchen, welche der Fortpflanzung dienen, auf. Auch *Dentaria bulbifera*, deren Blüthenknospen in den Blattachseln erscheinen, bringt fast gar keine Samen hervor.

Auch hier herrscht also Apogamie, und an Stelle der geschlechtlich erzeugten Samen übernehmen die ungeschlechtlich hervorgebrachten Brutknospen das Geschäft der Fortpflanzung.

Auch die sogenannten viviparen Pflanzen sind in den merkwürdigen Zustand des „Lebendiggebärens“ durch Zeugungsverlust gekommen. Das bekannteste hierhergehörige Beispiel bildet *Poa bulbosa var. vivipara*. Bei dieser in unseren Gegenden ausserordentlich häufigen Pflanze verkümmern die Blüthen, und die Axe des Blüthenährchens wächst zu einem vegetativen, von der Mutterpflanze sich loslösenden Spross aus. Diese Sprosse erscheinen als kleine Zwiebelchen mit zwei bis drei fleischigen Blättchen, welche die jüngeren Blattanlagen umschliessen. Aus denselben gehen ohne jede Ruheperiode unter günstigen Keimungsbedingungen Pflanzen hervor, welche häufig in die gewöhnliche Form zurückschlagen. Die aus den grundständigen Bulbillen hervorgehenden Pflanzen sollen stets die Form *vivipara* bilden [183]).

Ausser dem Knoblauch sind noch manche andere Pflanzen bekannt, welche in der Cultur, und wahrscheinlich infolge derselben, der Fähigkeit, Samen hervorzubringen, beraubt wurden. Das bekannteste hierhergehörige Beispiel ist wohl jene Varietät des Weinstockes (*Vitis vinifera L. var. apyrena L.*), welche die ganz kernlosen Korinthen liefert. Samenlos sind ferner die Früchte einiger Culturvarietäten des Hopfens, einer Spielart der Erdbeere und die Bananen. In allen diesen Fällen liegt der Zeugungsverlust klar vor Augen. Da aber die genannten Pflanzen keine die Samen substituirenden Vermehrungsorgane erzeugen, so können dieselben nur auf vegetative Weise (durch Stecklinge u. dgl.) fortgepflanzt werden.

Auch die Artbastarde verfallen häufig dem Zeugungsverluste. Es scheint berechtigt, die überaus starke und üppige Entwicklung der Vegetationsorgane der unfruchtbaren Bastarde mit der Apogamie in Zusammenhang zu bringen: so wie viele apogame Gewächse durch Erzeugung besonderer ungeschlechtlicher Vermehrungsorgane einen Ersatz für die Samen gewinnen, so sichern sich die unfruchtbaren und nur auf vegetative Weise fortzupflanzenden Artbastarde durch üppige Entwicklung ihrer Vegetationsorgane ihre Fortpflanzungsfähigkeit.

Dritter Abschnitt.

Die Entwicklung der Pflanzenwelt.

(Abstammungslehre, Descendenzlehre.)

Dioskorides (im ersten Jahrhunderte unserer Zeitrechnung) kannte etwa 600 Pflanzenarten, Linné (gest. 1778) beiläufig zwölfmal so viel.

Es ist begreiflich, dass in Anbetracht einer so geringen Zahl von Species der von Linné mit aller Bestimmtheit ausgesprochene Satz: die Arten sind unveränderlich und jede der Ausdruck eines besonderen Schöpfungsaktes, berechtigt erscheinen konnte. Bis zu Ende der Fünfziger-Jahre dieses Jahrhunderts ist an dieser Ansicht von der Mehrzahl der Naturforscher festgehalten worden, obgleich die durch Linné eingeleitete Periode der descriptiven Botanik eine Anzahl von Pflanzenarten feststellte, welche schon an und für sich die Richtigkeit seiner Anschauung über die Constanz der Arten in Frage stellen musste. Die Zahl der bisher beschriebenen Pflanzenspecies lässt sich nicht bestimmen, sondern nur schätzen, und wenn dieselbe fünfzig-, ja hundertmal höher beziffert wird als die von Linné festgestellte, so kann dies mit Rücksicht auf die Thatsache, dass nach Angabe der gründlichsten und genauesten Kenner der Orchideen diese doch keineswegs formenreichste Familie mehr Species zählt, als Linné Pflanzenarten kannte, nicht als eine Uebertreibung angesehen werden [184]).

Aber nicht nur die ausserordentlich vermehrte Zahl der Species, auch die inzwischen gewonnene genauere Kenntniss ihrer Charaktere, beispielsweise die Thatsache, dass eine und dieselbe Art je nach Klima und Standort in einer Weise abändern kann, dass die so entstandenen Formen bei unvollständiger

Kenntniss den Eindruck gut abgegrenzter Species machen und vorher vielfach dafür gehalten wurden, musste die alte Anschauung bedenklich erscheinen lassen.

Schon zu Ende des vorigen Jahrhunderts wurde von mehreren Forschern die Constanz der Species angezweifelt, und es spricht für die Berechtigung einer der damals herrschenden entgegengesetzten Anschauung, dass drei Forscher, gänzlich unabhängig voneinander, die Idee der Veränderlichkeit der Arten aussprachen: Erasmus Darwin (der Grossvater Charles Darwin's) in England, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire in Frankreich und Goethe in Deutschland; alle drei zwischen 1794 und 1795. Freilich trat die neue Idee nur in Form einer unerwiesenen Behauptung auf, und erscheinen die versuchten Erklärungen noch höchst mangelhaft, was sich schon durch die Grösse und Schwierigkeit des neuen Problems und den damaligen primitiven Zustand der organischen Naturwissenschaft erklärt.

Erst Lamarck (zwischen 1801 und 1815, hauptsächlich in seiner 1809 erschienenen „Philosophie zoologique"), ein ebenso bedeutender Zoolog als Botaniker, vertrat die neue Idee mit Nachdruck und wusste dieselbe wissenschaftlich zu begründen. Er nahm an, dass durch Urzeugung Organismen der niedrigsten Art entstanden sind, welche successive, durch Anpassung an die Lebensverhältnisse, durch Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe, endlich durch Vererbung und Kreuzung sich allmälig umänderten und vervollkommneten. Er hat sich, wie sich Charles Darwin ausdrückt, das grosse Verdienst erworben, die Aufmerksamkeit zuerst auf die Wahrscheinlichkeit gelenkt zu haben, dass alle Veränderungen in der organischen wie in der unorganischen Natur die Folgen von Naturgesetzen und nicht von wunderbaren Zwischenfällen sind [185]. — Obgleich spätere Naturforscher, wie R. Owen, Isidore Geoffroy Saint-Hilaire und andere mehr oder minder genau die Pfade Lamarck's verfolgten, so gelang es doch erst dem Genie Charles Darwin's (1858), einen völligen Umschwung der Ansichten zu Gunsten der Veränderlichkeit der Arten zu bewirken. Es darf aber nicht übersehen werden, dass die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, zumal auf botanischem Gebiete, der Darwin'schen Transmutationslehre in einer erst jetzt ersichtlichen Weise vorarbeiteten, ja ihr die schwerwiegendsten Argumente zu Gebote stellten, wie am Schlusse dieses Abschnittes noch näher dargelegt werden soll.

Ch. Darwin hat nicht nur für die Veränderlichkeit der Arten (des Thier- und Pflanzenreiches) ein ungemein reichhaltiges Beweismaterial erbracht, es gelang ihm auch, eine auf Thatsachen gestützte, höchst plausibel erscheinende Erklärung der Entstehung der Arten zu geben. Die sogenannte Darwin'sche Theorie, richtiger Hypothese (Selectionslehre), lässt sich auf folgende Hauptpunkte zurückführen:

1. Aus niedrigsten organischen, durch Urzeugung entstandenen Anfängen, hat sich successive die heutige Lebewelt hervorgebildet. (Diesen Satz hat, wie oben mitgetheilt wurde, bereits Lamarck mit gleicher Bestimmtheit ausgesprochen.)

2. Jeder Organismus erbt von jenem, von welchem er abstammt, eine Summe von Eigenschaften. (Erblichkeit der Charaktere.)

3. Jeder Organismus weicht von jenem, von welchem er abstammt, in gewissen, zunächst meist wenig merklichen Eigenschaften ab. (Individuelle Variation.)

4. Die neuerworbenen Eigenschaften können in späteren Generationen entweder verloren gehen oder durch Erblichkeit festgehalten werden, und im letzteren Falle sich auch weiter ausbilden. Die neuerworbenen und festgehaltenen Eigenthümlichkeiten sind für den Weiterbestand des betreffenden Organismus entweder nützlich, schädlich oder gleichgiltig.

5. Alle Organismen sind dem Kampf ums Dasein unterworfen; sie treten unter einander in Wettbewerb. Was den gegebenen Bedingungen am besten angepasst ist, bleibt erhalten; alles Andere geht früher oder später in diesem Kampf ums Dasein zugrunde.

6. Wie der Thier- und Pflanzenzüchter für die Nachzucht dasjenige auswählt, was ihm am passendsten scheint und er so durch künstliche Zuchtwahl (künstliche Auslese) neue Spielarten erzielt, so erfolgt auch in der Natur eine Zuchtwahl (natürliche Zuchtwahl, natürliche Auslese, natural selection), welche durch den Kampf ums Dasein vollzogen wird, indem nur dasjenige sich erhält, was sich infolge erworbener Eigenschaften den natürlichen Bedingungen am besten angepasst hat.

Es entstehen also zunächst durch geringe Abänderungen Varietäten, welche, wenn die neuerworbenen Eigenthümlichkeiten passende sind, weiter abändern und zu Arten in unserem Sinne werden. Auf diese Weise entstanden im Laufe unermesslicher

Zeiträume aus den niedrigsten Lebensformen die heutigen Organismen.

7. Neuentstehende Formen bleiben entweder stationär oder bilden sich weiter um, wie ja viele Culturgewächse bekannt sind, welche keine, und andere, welche die höchste Neigung zur Varietätenbildung haben. So erklärt es sich, dass die Stufenleiter der Organismen im Grossen und Ganzen erhalten bleibt, also die entstandenen Formen selbst jetzt noch die verschiedensten Grade der Ausbildung zu erkennen geben. —

Urzeugung (*generatio spontanea, g. aequivoca*). Die Annahme einer Urzeugung tritt mit Nothwendigkeit in jeder wissenschaftlichen Erklärung der Entstehung lebender Wesen auf; denn es erscheint völlig unberechtigt, für die Organismen zu behaupten, was wir für die Materie anzunehmen gezwungen sind: dass sie nämlich gleich dieser anfangslos und unzerstörbar seien. Schon die Eigenthümlichkeit der organischen Wesen, nur innerhalb enger Temperatursgrenzen bestandfähig zu sein, schliesst ein Bestehen von Ewigkeit her aus; und die gegentheilige Annahme würde sich auch mit unserer heutigen Anschauung über die Entstehung der Himmelskörper nicht vertragen*).

Alle genauen, auf die Feststellung der Urzeugung bezugnehmenden Untersuchungen führten bisher nur zu negativen Resultaten. Pasteur hat gezeigt, dass, wenn nur für Ausschluss der atmosphärischen Keime gesorgt ist, die Entstehung aller Organismen, selbst die der niedrigsten, z. B. der Hefe, der Bacterien, ausbleibt. Man darf auf Grund dieser höchst sorgfältigen Untersuchungen annehmen, dass unter den uns bekannten Verhältnissen, unter denen wir niedere Pilze oder Algen — ein Gleiches gilt für die niedrigsten Thiere — entstehen sehen, deren Bildung nichts anderes als eine Entwicklung aus den entsprechenden Keimen ist. Die constante Anwesenheit von Hefezellen, Bacterien, Sporen von Schimmelpilzen etc. in der atmosphärischen Luft macht es begreiflich, dass überall, wo die Bedingungen für deren Entwicklung vorhanden sind, diese Organismen auch zum Vorschein kommen, nämlich aus den überall vorhandenen Keimen sich entwickeln.

Wenn man die sogenannte Pasteur'sche Flüssigkeit — eine 10procentige Rohrzuckerlösung, welche 0·1 Procent wein-

---

*) Vergl. Einleitung, p. 12.

saures Ammoniak und etwas Hefeasche enthält — an der Luft stehen lässt, so geht sie in Gährung über; neben Hefezellen siedeln sich reichlich Bacterien in ihr an, und ihre Oberfläche wird später von Schimmelpilzen bedeckt. Diese Flüssigkeit ist ein ausgezeichnetes Substrat für die Entwicklung der genannten Organismen. Wird die Pasteur'sche Flüssigkeit auf Siedehitze gebracht und bei dieser Temperatur durch längere Zeit erhalten, so verliert sie nicht im mindesten die Fähigkeit, die genannten Organismen zu ernähren. Wenn aber die ausgekochte Pasteur'sche Flüssigkeit in eine ausgeglühte Eprouvette gebracht und mit einer durch längere Zeit auf 140 ° C. erhitzte Watte — die also gewiss keine lebenden Keime enthält — verschlossen wird, so bleibt die Flüssigkeit klar. Monate hindurch, bis zum Eintrocknen, hält sie sich frei von Organismen, während sie beim Stehen an der Luft in wenigen Tagen mit Organismen erfüllt ist und infolge dessen ganz trübe geworden ist.

Diese Versuche zeigen auf das bestimmteste, dass die Atmosphäre lebende organische Keime — Hefezellen etc. — enthält, und dass in der Pasteur'schen Flüssigkeit diese Keime zur Entwicklung kamen, die betreffenden Organismen also nicht spontan entstanden sind. Direct lassen sich die atmosphärischen Keime nachweisen, wenn man Luft durch Schiessbaumwolle filtrirt und diese hierauf mit Aether behandelt, wobei dieselbe sich auflöst und die Keime von der Flüssigkeit leicht gesondert werden können.

Man hat aus den Pasteur'schen Versuchen — welche hier nur in der einfachsten Form vorgetragen werden konnten — den Schluss gezogen, dass eine spontane Erzeugung von Organismen derzeit nicht mehr existire. Dieser Schluss ist unberechtigt. Die Versuche lehren nur, dass unter den Bedingungen, unter welchen Pasteur die Prüfung vornahm (Gährung, Fäulniss etc.) eine *generatio aequivoca* nicht besteht. Damit ist die Möglichkeit des spontanen Entstehens von niederen Organismen unter anderen Bedingungen nicht ausgeschlossen, und manche hervorragende Naturforscher, wie z. B. Nägeli, nehmen an, dass auch jetzt noch niedrige Organismen entstehen.

Anfänglich (1865) meinte Nägeli[186]), dass die ersten spontan entstandenen Organismen chlorophyllhaltig gewesen sein mussten, da nur den chlorophyllhaltigen Zellen die Fähigkeit, aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz zu erzeugen,

zukommt. Es wurde später die Unhaltbarkeit dieser Annahme dargelegt und die Wahrscheinlichkeit eingeräumt, dass die ersten Organismen aus formlosem, synthetisch entstandenem Eiweiss hervorgegangen sein mochten [187]).

In einem späteren Werke [188]) hat Nägeli (1884) seine frühere Ansicht aufgegeben und versuchte gleichfalls, vom Eiweiss aus, die Entstehung der ersten Organismen abzuleiten, welche nach seiner Ansicht wahrscheinlich „nicht in einer freien Wassermasse, sondern in der benetzten oberflächlichen Schichte einer feinporösen Substanz (Lehm, Sand), wo die Molecularkräfte der festen, flüssigen und gasförmigen Körper zusammenwirken", erfolgte [189]). Er räumte dem Eiweiss, wenn es sich micellar aggregirt und so zu einer „primordialen Plasmamasse" vereinigt hat, die Fähigkeit ein, zu assimiliren, sich zu individualisiren und dann durch Theilung und Assimilation Individuen gleicher Art zu erzeugen, sich fortzupflanzen. Die so entstandenen ersten Organismen („Probien") entziehen sich wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit selbst der mikroskopischen Wahrnehmung. Die Probien bilden nach Nägeli den Ausgangspunkt der Lebewesen. Selbstverständlich entbehrt diese Lehre noch der thatsächlichen Begründung; auch wird Nägeli's Formulirung der Entstehung der ersten Organismen nicht aus theoretischen Gründen gefordert.

Erblichkeit. Es wurde schon früher (p. 4 und 173) auf die Erblichkeit als einer der unveräusserlichen und wichtigsten Eigenthümlichkeiten aller Organismen hingewiesen. Fast der ganze Gestaltungsprocess der Pflanze ist dem Erblichkeitsgesetze unterworfen. Die Thatsache ist zu bekannt, um hier näher begründet werden zu müssen. Es sei nur kurz erwähnt, dass alle specifischen Charaktere der Pflanze und ihrer Organe auf Erblichkeit zurückgeführt werden müssen. Die Form und Grösse des Blattes kann beispielsweise durch äussere Einflüsse bis zu einem gewissen Grade modificirt werden, allein im Wesentlichen überkommt sie durch Vererbung auf die Pflanze.

Für die Descendenztheorie ist der Umstand von ausserordentlicher Wichtigkeit, dass auch andere nicht specifische, oft unwesentlich erscheinende Charaktere durch die Erblichkeit festgehalten werden. Es gibt hiefür kein besseres Beispiel als den Menschen, welcher unter Anderem jene feinen morphologischen Eigenheiten, welche sich in den Familienzügen ausprägen, von

seinen Eltern erbt. Thier- und Pflanzenzüchter machen von der Vererbung den umfassendsten Gebrauch, um gewisse ihnen passende Spielarten zu erzielen. Die zahllosen Varietäten, welche die Obstarten in der Beschaffenheit der Früchte, die Kohlvarietäten in der Gestalt, Consistenz und dem Geschmacke der Blätter, die Ziergewächse nach Form, Grösse, Farbe und Duft der Blüthe aufweisen, sie sind alle durch Ausnützung der Erblichkeit erwünschter Besonderheiten entstanden. Ein Blumenzüchter findet beispielsweise unter seinen Nelken eine, welche sich durch ein ihm besonders convenirendes Colorit auszeichnet. Er hebt die Samen der betreffenden Pflanze aus und cultivirt sie besonders. Unter den aus diesen Samen hervorgegangenen Nelken findet er in der Regel mehrere, welche die gleichen Eigenthümlichkeiten, oft noch in erhöhtem Masse besitzen, wählt diese zur Nachzucht aus und erzielt auf diese Weise eine neue Spielart.

Erblich festgehaltene Eigenthümlichkeiten verstärken sich häufig in den folgenden Generationen. Die Riesenformen von Mais, die Kürbisarten mit Riesenfrüchten sind aus den Stammformen gewiss nicht plötzlich, sondern allmälig hervorgegangen. Und gerade diese Erfahrung ist es, welche sich die Descendenztheorie zu Nutzen macht.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass gewisse Charaktere nicht in jeder Generation auftreten, sondern sprungweise erscheinen, indem sie von den Grosseltern auf die Enkel, von diesen erst auf die Ur-Urenkel übergehen. Diese aus dem gewöhnlichen Leben her bekannte Thatsache erscheint für die Beurtheilung des Wesens der Vererbung von hoher Wichtigkeit; sie lehrt, dass gewisse Eigenthümlichkeiten gewissermassen versteckt vorhanden sind und erst später zum Ausdrucke gelangen.

Das Wesen der Erblichkeit ist uns noch gänzlich unbekannt und gehört zu den grössten Räthseln, welche uns das Leben darbietet. Darwin führt die Erblichkeit auf die Besonderheiten des Zeugungsstoffes zurück, ohne näher auszuführen, welcher Art die zur Vererbung führenden Processe seien. Nach Weismann ist das Keimplasma der Träger der erblichen Eigenschaften. Nägeli nennt jenen — direct nicht nachweisbaren — Theil des Protoplasma, welcher die Erblichkeit vermittelt, Idioplasma (vergl. den letzten Paragraphen dieses Abschnittes).

Individuelle Variation; Varietäten, Arten. Man hat bis zum Auftauchen der Descendenzlehre auf die Variation

der Arten wenig und auf die individuelle Veränderlichkeit fast gar nicht geachtet, da man sich stets von dem festgewurzelten Vorurtheil der Constanz der Arten gefangen nehmen liess. Nunmehr liegt ein riesiges Beweismaterial für die Veränderlichkeit der Pflanzenform vor, und die Ansicht, dass man die Grenze zwischen Varietät und Art gar nicht oder nur künstlich oder willkürlich ziehen könne, ist zur herrschenden geworden.

Für die Frage der Entstehung der Pflanzenformen ist vor Allem die individuelle Variation in's Auge zu fassen. Wie es nicht zwei völlig gleiche Menschen gibt, wie die Schafe einer Herde nicht völlig übereinstimmen — der Schäfer kennt jedes einzelne — ebensowenig gibt es zwei Pflanzenindividuen derselben Art oder Varietät, welche vollkommen gleichartig ausgebildet sind. Die Unterschiede liegen fast in allen Fällen in unwesentlich erscheinenden Abweichungen. Seltener stellt sich ein auffälliges Abweichen von der Stammform ein. So variirt der Haselstrauch und andere Holzgewächse plötzlich, indem das Laub zerschlitzt wird; aus einer Aussat von *Datura Tatula*, welche von ganz normalen stachelfrüchtigen Individuen abstammt, gehen manchmal einzelne Pflanzen mit glatten Früchten hervor (Godron)[190]. Diese individuellen Charaktere bleiben häufig erhalten, vergrössern oder verstärken sich in den nachfolgenden Generationen und geben zunächst Veranlassung zur Entstehung von Spielarten oder Varietäten und können im Laufe der Zeit zu Abänderungen führen, die als Arten oder noch höhere Glieder des Systems betrachtet werden dürfen.

Wie sehr individuelle Eigenthümlichkeiten in späteren Generationen verstärkt erscheinen, lehren zahlreiche Culturgewächse, z. B. die Kürbispflanze (*Cucurbita Pepo*): die Grösse ihrer Früchte variirt im Verhältniss wie 1 : 2000. Die Stachelbeere hat sich nach Darwin von 1786 bis 1852 so sehr verändert, dass die Früchte ein Gewicht bis zu 5 Loth erreichten, was dem Gewichte eines Apfels von 6½ Zoll Umfang entspricht. Der Riesenhanf am Boufarik, eine erst in neuerer Zeit entstandene Spielart, zeichnet sich durch riesige Dimensionen aus, indem die rohe Faser eine Länge von mehr als 3 Meter aufweist.

Die Fähigkeit zur Variation ist den Organismen in verschiedenem Grade eigen, wie sowohl die wildwachsenden, als die Culturpflanzen lehren. Während viele wildwachsende Species, z. B. *Galanthus nivalis*, gar nicht variiren oder doch in höchst

unauffälliger Weise, erscheinen zahlreiche Pflanzengattungen wie *Rosa, Rubus, Salix, Hieracium* in so mannigfaltigen und zahlreichen Formen, dass man ihrer in systematischer Beziehung nicht Herr werden kann. Unter den Culturpflanzen variiren einzelne in der verschiedensten Weise, wie z. B. die Georgine, welche als ungefüllte, gelbblühende Form im Jahre 1802 in Cultur genommen wurde und Tausende von Varietäten gebildet hat. Die zahlreichen und höchst verschiedenen Kohlvarietäten stammen von einer — nach der Ansicht Anderer von zwei oder drei der Mediterranflora angehörigen — Species ab. Hingegen variiren Roggen und Schwertlilie fast gar nicht, obgleich beide unter den verschiedensten Verhältnissen cultivirt werden, der erstere seit undenklichen Zeiten. Die Hauptursache der individuellen Variation liegt in der Pflanze selbst; denn sie tritt auch dann auf, wenn sämmtliche Vegetationsbedingungen vollkommen constant sind. Dass aber die äusseren Verhältnisse, überhaupt die Vegetationsbedingungen das Hervortreten und die Weiterentwicklung der individuellen Abänderung im hohen Grade begünstigen, lehrt ein Vergleich der wildwachsenden mit den Culturpflanzen. Die ersteren variiren im Verhältniss zu den letzteren nur sehr wenig, offenbar weil der Wechsel der äusseren Lebensbedingungen ein geringer ist. Nur wenige höchst plastische Arten, wie z. B. die der Gattung *Rubus*, variiren in auffälliger Weise. Hingegen sehen wir die Mehrzahl der cultivirten Gewächse in der mannigfaltigsten und augenfälligsten Weise abändern. Einige Beispiele wurden schon angeführt. Es sind in dieser Beziehung jene Fälle am lehrreichsten, wo die Stammform noch wildwachsend unter relativ verschiedenartigen Verhältnissen vorkommt, z. B. das Stiefmütterchen, *Viola tricolor*. Die fast einfärbige kleinblüthige Feldform und die namentlich auf Thalwiesen des Hochgebirgs vorkommende bunte, grossblüthige Form bilden die Extreme. Aber was ist aus diesen in der Natur wenig variirenden Pflanzen unter dem Einfluss der erst seit etwa zwei Jahrhunderten betriebenen Cultur in Gärten geworden? Die Zahl der Varietäten dieser Pflanze anzugeben, ist rein unmöglich. Offenbar sind es die gänzlich geänderten und der Pflanze förderlichen, vielfach künstlich eingeleiteten Vegetationsbedingungen, welche bei diesen und vielen anderen Culturpflanzen die Abänderung begünstigen.

Wohl ist man durch Aenderung der Vegetationsverhältnisse im Stande, rasch sehr auffallende Veränderungen der Pflanzen

hervorzurufen; auf gutem Boden werden die Pflanzen gross, stark, üppig, zeigen eine Vermehrung der Laubmassen, der Blüthen und Früchte. Auf sonnigen Standorten werden die Pflanzen gedrungen stramm, auf schattigen langgestreckt, lax etc.; aber wenn die Nachkommen solcher Gewächse wieder unter die früheren Bedingungen gebracht werden, so nehmen sie auch wieder ihren früheren Habitus an. Solche plötzliche, durch veränderte Lebensbedingungen hervorgerufene Aenderungen führen also nicht unmittelbar zur Variation. Wohl aber mittelbar. Die Cultur der Pflanzen unter den möglichst günstigen Verhältnissen führt allerdings zunächst zu üppigem Gedeihen, ruft aber alsbald Abänderungen mannigfaltigster Art hervor, wie fast alle unsere Culturgewächse lehren, welche ja in viel kürzeren Zeiträumen als die wildwachsenden variiren.

Das Vorkommen zahlreicher Varietäten wildwachsender Pflanzen lässt aber annehmen, dass auch in der freien Natur weit häufiger, als es den Anschein hat, Abänderungen vorkommen und zur Bildung neuer Formen führen. Es darf ja auch nicht übersehen werden, dass der Pflanzenzüchter seine Culturen fortwährend im Auge behält, während die Variation der wildwachsenden Pflanzen gewöhnlich nur gelegentlich beobachtet wird. Immerhin darf man annehmen, dass sich die wildwachsenden Pflanzen im Wesentlichen nicht anders als die cultivirten verhalten, und dass bezüglich der Fähigkeit beider zu variiren nur graduelle Unterschiede existiren, dass ferner die plötzlichen günstigen Umgestaltungen der Lebensbedingungen, welchen die Culturpflanzen unterworfen werden, die Veränderlichkeit derselben in hohem Grade steigern.

Man hat auch vielfach die Beobachtung gemacht, dass die Varietätenbastarde, deren gesteigerte Fruchtbarkeit früher (p. 159) ausdrücklich betont wurde, zur Variation ganz besonders hinneigen. Ein Gleiches gilt wohl auch für die durch Wechselbefruchtung gleicher Formen entstandenen Pflanzen, welche im Vergleiche zu den durch Eigenbefruchtung hervorgegangenen Individuen der gleichen Art eine gesteigerte Veränderlichkeit besitzen.

Auch durch ungleichzeitiges Blühen der Individuen derselben Pflanzenart (Asyngamie nach Kerner) wird der Entstehung neuer Pflanzenarten Vorschub geleistet, indem die zuerst und die zuletzt blühenden Individuen bei Auswanderung in kältere, beziehungsweise wärmere Areale oder bei Aenderung

der klimatischen Verhältnisse im Vortheile sind und eine Isolirung von der Stammform möglich gemacht wird. Unter den neuen Verhältnissen werden sich häufig neue vortheilhafte Eigenthümlichkeiten ausbilden, welche, in einem bestimmten Masse gesteigert, zur Bildung neuer Pflanzenformen führen. „Aehnliche Arten," sagt Kerner, „von welchen die eine das Hochgebirge, die andere das Thal, die eine den Norden, die andere den Süden bewohnt, die sich also in zwei Gebieten gewissermassen vertreten und deren Areale gewöhnlich aneinandergrenzen (z. B. *Soldanella montana* und *S. alpina*, *Calamintha Nepeta* und *C. nepetoides, Draba aizoides* und *D. lasiocarpa* u. v. a.) sind auf diese Weise entstanden" [191]).

Lamarck hat behufs Erklärung der Abänderung den Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe herangezogen; durch den Gebrauch soll das Organ in seiner Ausbildung begünstigt, durch den Nichtgebrauch hingegen so weit beeinträchtigt sein, dass es verkümmert, ja sogar gänzlich eliminirt werden kann. Anfangs legte Darwin auf dieses Moment nur ein geringes Gewicht, später zog er es häufiger zur Erklärung der im Organismus stattfindenden Variationen heran [192]). Die einschlägigen, auf die Pflanzen bezughabenden Thatsachen fallen in die Kategorie der Anpassungen, z. B. die Förderung der peripheren Baste, wenn die Organe auf Biegung in Anspruch genommen werden, die zugfesten Constructionen von Stengeln, wenn dieselben im strömenden Wasser wachsen (vergl. oben, p. 78 und 79) u. a. m. Hier haben wir es mit Erscheinungen zu thun, die man sehr zutreffend als „functionelle Anpassungen" (W. Roux) bezeichnet hat [193]).

Aeussere mechanische Einwirkungen können Abänderungen der Pflanzenorgane hervorrufen, welche einen tief eingreifenden Einfluss auf die Lebensweise ausüben. Es sei hier an die Reduction der Geschlechtsorgane der grönländischen Pflanzen erinnert, durch welche entomophile Pflanzen in autogame umgewandelt werden (p. 152). Nägeli ist geneigt, die mechanische Einwirkung der Saug- und Fresswerkzeuge der Insecten als Reiz zu betrachten, durch welchen in den Blüthen nectarabsondernde Organe entstehen und die Blumenröhren verlängert werden, so dass die Pflanzen dadurch zu entomophilen werden, beziehungsweise sich ihre Blüthen langrüsseligen Insecten anpassen können [194]).

Die Entstehung der Abarten durch individuelle Variation hat nichts Befremdliches und konnte wohl ernstlich nie in Abrede gestellt werden, da dieselbe in der Cultur unter unseren Augen erfolgt. Hingegen wollte man früher nie zugeben, dass die Varietäten bis zur Unkenntlichkeit von der Stammform abweichen können, mit anderen Worten, dass sie zu Arten werden können. Die Veränderlichkeit vieler Arten ist aber, wie neuere Untersuchungen gelehrt haben, so gross, dass eine scharfe Grenze zwischen Varietät und Art sich nicht ziehen lässt. Mit fortschreitender Erforschung der Pflanzenformen ergeben sich immer mehr „zweifelhafte“ Arten, d. s. solche Formen, bezüglich welcher sich nicht entscheiden lässt, ob sie Varietäten oder Arten sind. Darwin bemerkt, dass nach einer sehr massvollen Prüfung etwa 200 bis 300 der britischen Pflanzenarten zweifelhafte seien. Viele als Arten unterschiedene Formen haben sich nach genauer Prüfung als Standortsvarietäten erwiesen; so sind beispielsweise *Larix europaea* und *L. sibirica* geographische Varietäten einer Art (*L. decidua Mill.*). Ueberhaupt: je grösser das Untersuchungsmaterial ist, welches bei monographischen Arbeiten, z. B. über einzelne Pflanzengattungen, dem Forscher zu Gebote steht, desto schwerer wird es, die Arten zu umgrenzen. Als Beleg hiefür seien A. de Candolle's von Darwin reproducirte Bemerkungen über die Eichenarten der Erde hier angeführt. Es wird nachgewiesen, dass zahlreiche von den Autoren als Speciescharaktere hingestellte Eigenschaften häufig an einem und demselben Baume oder sogar Zweige vorkommen, und es werden alle derartigen Charaktere behufs Formulirung der Arten ausgeschlossen. Es sieht sich De Candolle zu folgender Aeusserung veranlasst: „Diejenigen sind im Irrthume, welche immer wiederholen, dass die Mehrzahl unserer Arten deutlich begrenzt, und dass die zweifelhaften Arten in einer geringeren Minorität sind. Dies schien so lange wahr zu sein, als man eine Gattung unvollkommen kannte und ihre Arten auf wenige Exemplare gegründet wurden, d. h. provisorisch waren. Sobald wir dazukommen, sie besser zu kennen, strömen die Zwischenformen herbei und die Zweifel über die Grenzen der Art erheben sich.“ Von *Quercus Robur* werden von De Candolle 48 Varietäten beschrieben, welche sich fast durchwegs um drei Formen gruppiren, die von der Mehrzahl der Botaniker als Arten aufgefasst werden, nämlich *Q. pedunculata*, *sessiliflora* und

pubescens. Von den 300 Eichenarten sind nach dem Geständnisse des genannten Forschers mindestens 200 provisorisch.

Nicht minder schlagend sind die folgenden, von Hofmeister[195]) herrührenden Bemerkungen über die Veränderlichkeit der *Aconitum*-Arten. Bilden die Formen einer Art eine Reihe, und werden die Endglieder oder überhaupt charakteristische Glieder derselben räumlich getrennt, so imponiren sie häufig so lange als Arten, bis ihre Zusammengehörigkeit durch Vorkommen auf grösserem Areale und durch Auffindung der Zwischenglieder der Reihe aufgedeckt wird. So hat man die räumlich getrennt auftretenden blaublühenden Formen der Gattung *Aconitum (A. Cammarum Jacq., A. gracile Reichb., A. Stoerkeanum Rchb., A. Koelleanum Rchb., A. eminens Koch* und *A. Napellus Rchb.*) für Arten gehalten, bis Hooker durch Vergleichung einer grossen Zahl von Individuen allmälige Uebergänge zwischen allen diesen Formen constatirte und zeigte, dass alle vom Himalaya bis zur Westgrenze Europas auftretenden blaublühenden *Aconitum*-Arten einen zusammenhängenden Formenkreis, nach seiner Auffassung eine einzige Species: *A. Napellus* bilden. Man ersieht hieraus auch, dass die von Hooker aufgestellte tief begründete Art *Napellus* einen ganz anderen Umfang und Gehalt besitzt als die alte gleichnamige Linné'sche und die aus neuerer Zeit stammende Reichenbach'sche Species, die sich nur auf von verhältnissmässig wenigen Standorten herrührende Exemplare gründete.

Schon diese wenigen Bemerkungen werden genügen, um die Häufigkeit der Variationen der Arten deutlich zu machen und zur Vermuthung zu leiten, dass bei tieferem Eindringen in die Kenntniss der Arten deren Vielgestaltigkeit immer klarer werden wird. Aber schon die bisherigen Kenntnisse vertragen sich nicht mehr mit der so lange behaupteten Constanz der Arten.

Der Kampf um's Dasein. Die Zahl der Pflanzen, welche aus den Samen eines Individuums hervorgeht, ist eine verschwindend kleine. Dies leuchtet selbst bezüglich jener Gewächse, welche Hunderte oder Tausende von Samen hervorbringen, wie, um nur von krautigen Pflanzen zu sprechen, etwa die Tabakpflanze oder *Erigeron canadense*, von selbst ein. Da aber die Vermehrung der Pflanzen und überhaupt aller Organismen im geometrischen Verhältnisse vorsichgehen müsste, wenn alle Keime und Samen zur vollen Ausbildung gelangten, so ist klar, dass selbst anscheinend in geringem Masse sich vermehrende

Organismen doch in kurzer Zeit eine grosse Individuenzahl hervorbringen können. Schon Linné hat sich die enorme Vermehrungsfähigkeit der Pflanzen durch ein Beispiel klar gemacht; er berechnete, dass eine einjährige, jährlich nur zwei Samen hervorbringende Pflanze nach zwanzig Jahren schon nahezu eine Million Pflanzen geben würde. Man hat weiter berechnet, dass vielsamige Pflanzen in wenigen Jahren die ganze Erdoberfläche bedecken müssten, wenn sie sich uneingeschränkt entwickeln würden.

Aus diesen so leicht zu vermehrenden Beispielen ergibt sich von selbst, dass in der Natur nur ein sehr kleiner Bruchtheil von dem Lebensfähigen zur vollkommenen Ausbildung gelangt. Bezüglich der Ausbreitung der Menschen ist diese Regel zuerst von dem bekannten Nationalökonomen Malthus*) (gest. 1834) in der Form ausgesprochen worden, dass die Bevölkerung die Tendenz habe, in viel rascherer Progression sich zu vermehren, als den gegebenen Existenzbedingungen entspricht. Darwin hat die Lehre von Malthus auf das gesammte Reich der Lebewesen übertragen, ist den Ursachen der Vernichtung der Organismen ebenso wie den daraus sich ergebenden Folgen für die Ueberlebenden nachgegangen und hat in dem gewonnenen Resultate eines der wichtigsten Argumente zur Stütze seiner Lehre gefunden.

Darwin stellte den Satz auf, dass alle Lebewesen einem Kampf um's Dasein unterworfen seien, aus welchem nur die den gegebenen Existenzbedingungen am besten angepassten siegreich hervorgehen. Der Ausdruck „Kampf um's Dasein“ ist, wie Darwin sebst betonte, nicht immer im wörtlichen, sondern häufig auch im metaphorischen Sinne zu nehmen. „Man kann,“ bemerkt Darwin, „mit Recht sagen, dass zwei hundeartige Raubthiere in Zeiten des Mangels um Nahrung und Leben miteinander kämpfen. Aber man kann auch sagen, eine Pflanze kämpfe am Rande der Wüste um ihr Dasein gegen die Trockenheit, obwohl es angemessener wäre zu sagen, sie hänge von der Feuchtigkeit ab. Von einer Pflanze, welche alljährlich tausend Samen erzeugt, unter welchen im Durchschnitt nur einer zur Entwicklung kommt, kann man noch richtiger sagen, sie kämpfe mit anderen Pflanzen derselben oder anderen Arten, welche

*) In dem Werke: „*An Essay on the principle of population*“. London, 1798.

bereits den Boden bekleiden.“ Kurzum, es ist das Streben nach Nahrung, Raum, Licht und die Reaction gegen alle von aussen kommenden Fährlichkeiten, was Darwin mit dem genannten Schlagworte so treffend bezeichnete [196]).

Es ist eine höchst bemerkenswerthe Thatsache, dass nicht gerade die fruchtbarsten Thiere und Pflanzen auch die verbreitetsten sind, wie man von vornherein vermuthen sollte. So legt der Eissturmvogel (*Procellaria glacialis*) nur ein Ei und dürfte doch vielleicht einer der verbreitetsten Vögel der Erde sein. Unter den Phanerogamen weisen in der gemässigten Zone wohl die Gräser die grösste Individuenzahl auf, obgleich sie, verglichen mit anderen, gleichfalls ausdauernden Blüthenpflanzen, doch nur relativ wenige Samen hervorbringen. Schon diese Thatsache lehrt, dass die verschiedenen Lebewesen den Kampf um's Dasein in höchst ungleichem Masse bestehen.

Sehr heftig ist der Kampf um's Dasein zwischen Individuen der gleichen Art. Und dies ist auch sehr begreiflich, weil dieselben die völlig gleichen Ansprüche an die Aussenwelt stellen. Von zahlreichen auf demselben Boden wachsenden Keimlingen derselben Art werden nur verhältnissmässig wenige, und voraussichtlich die kräftigsten, den äusseren Verhältnissen am besten angepassten, die Concurrenz erfolgreich bestehen, also zur vollkommenen Ausbildung gelangen. Gewinnt eine Form durch individuelle Variation neue Eigenthümlichkeiten, so wird sie häufig im Vortheil gegenüber den gleichgebliebenen sein.

Indess treten auch sehr nahe verwandte Pflanzen in harten Kampf um die Existenz miteinander. Hiefür hat Darwin ein sehr schlagendes Beispiel angeführt. Um einen gemischten Bestand von verschiedenfarbigem *Lathyrus odoratus* durch Jahre zu erhalten, muss man die Samen der Varietäten jährlich neu in dem gewünschten Verhältnisse mischen; würde man die Samen, ohne sie nach Varietäten zu sondern, aussäen, so würden die schwächeren Varietäten bald gänzlich ausgehen. Ein anderer, nicht minder lehrreicher hiehergehöriger, von Nägeli festgestellter Fall ist der folgende: *Achilla atrata* und *moschata* sind einander sehr nahe verwandt; *A. Millefolium* steht im ganzen morphologischen Charakter beiden fern. Wo Schiefer und Kalk innerhalb eines gemeinschaftlichen Vorkommens miteinander abwechseln, kommt *A. Millefolium* und *moschata* auf ersterem, *A. Millefolium* und *atrata* auf letzterem vor. *A. moschata* und *atrata* sind unter

diesen Verhältnissen bodenstet, d. h. sie kommen nur auf einem bestimmten Boden zur Entwicklung. Mangelt aber eine der genannten bodensteten Arten, so wird die andere bodenwag. Unter ihr günstigen Verhältnissen verdrängt also die *A. moschata* die *atrata*, unter Verhältnissen, welche für die *atrata* günstig sind, überwindet diese die andere. Diese beiden nahe verwandten Arten sind mithin Concurrenten, die sich weit mehr den Raum streitig machen als die diesen beiden ferne stehende *A. Millefolium*.

Im Allgemeinen concurriren gleiche oder nahe verwandte, auf den gleichen Raum angewiesene Pflanzen stärker untereinander als morphologisch sich ferner stehende. Doch gibt es zahlreiche einleuchtende Fälle, wo sich ganz verschiedene Pflanzenformen auf gleichem Areale auf das heftigste im Sinne Darwin's bekämpfen. Dies lehren unter Anderem die durch besonders gute Anpassung an die verschiedensten Boden- und sonstigen Vegetationsverhältnisse ausgezeichneten Unkräuter, welche die Culturpflanzen desto leichter überwuchern, je weniger diese den gegebenen Verhältnissen angepasst sind. Dies zeigt sich namentlich in Gärten, wo ohne sorgsames Ausjäten des Unkrautes eine üppige Entwicklung der betreffenden Blumen etc. nicht erwartet werden kann.

Es bestehen, wie Darwin zuerst in eingehendster Weise darlegte, nicht selten höchst verwickelte Beziehungen zwischen Pflanzen und Thieren während des Kampfes um die Existenz. Darwin constatirte, dass Kleepflanzen (weisser Klee, *Trifolium repens*), welche ungehindert von Bienen besucht wurden, Tausende keimfähiger Samen hervorbrachten, andere, welche vor dem Zutritt der Insecten geschützt waren, nicht einen einzigen. Stöcke von rothem Wiesenklee (*Trifolium pratense*) erwiesen sich nur so lange fruchtbar, als sie von Hummeln besucht wurden [187]); für die Befruchtung durch Bienen ist die Blüthe des rothen Klees nicht eingerichtet. Würden die Hummeln mit einemmale verschwinden, so wäre der rothe Klee in seiner Existenz bedroht. Nun wird ein grosser Theil der Waben und Nester der Hummeln durch Feldmäuse zerstört, welche wieder in den Katzen ihre gefährlichsten Gegner haben. So besteht also eine sehr verwickelte Relation zwischen der Befruchtung des Klees und den Katzen, und es wird die Behauptung nicht widersinnig erscheinen, dass unter sonst gleichen Verhältnissen der rothe Klee in der Nähe

von Dörfern besser gedeiht, weil die bei der Befruchtung des Klees intervenirenden Hummeln indirect durch die Katzen vor den Mäusen geschützt sind.

Künstliche Züchtung. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass Darwin die Vorgänge der unter unseren Augen vor sich gehenden künstlichen Züchtung von Pflanzen und Thieren zur Aufstellung des Princips der natürlichen Züchtung verwendet, weshalb es zur Darlegung der Darwin'schen Ideen nöthig erscheint, auf jene Vorgänge näher einzugehen.

Die Erzielung von Spielarten geschieht durch Auslese; es werden, um nur von den Pflanzen zu sprechen, jene Formen für die Nachzucht ausgewählt, welche in ihren zunächst zufällig sich darbietenden Eigenschaften dem Züchter die passendsten erscheinen.

Durch diese Procedur der Auslese sind auch zweifellos unsere Culturvarietäten entstanden. Es ist nicht Zufall, dass die Gemüsepflanzen gerade in den grünen Theilen, die Obstbäume in den Früchten, die Getreidearten in den Körnern, die Tulpen, Georginen und andere ihrer Blüthen halber cultivirten Gartenpflanzen in den Blüthen variiren, während die übrigen Organe aller dieser Pflanzen keine oder nur unerhebliche Umgestaltungen erfahren haben. Man wählte eben bei der künstlichen Züchtung nur das Passendste aus, und wenn andere, dem Züchter gleichgiltige Abänderungen sich kundgaben, z. B. eine absonderliche Form des Laubes der Obstbäume, so wurden dieselben unberücksichtigt gelassen und wurden nicht Veranlassung zur Züchtung besonderer Varietäten.

Viele Culturpflanzen sind seit undenklichen Zeiten in Cultur, und deshalb darf man sich nicht wundern, dass, unterstützt durch die verschiedensten Lebensbedingungen, manche Pflanzenart eine enorm grosse Zahl von häufig höchst differenten Spielarten ausbilden konnte, wofür der Weizen, der Oelbaum, der Weinstock und der Kohl als Beispiele genannt sein mögen. Dass die Stammpflanze vieler alter Culturpflanzen nicht mehr festgestellt werden kann, hat seinen Grund wohl hauptsächlich in der starken, die Aehnlichkeit mit den Stammeltern aufhebenden Veränderung, welche dieselben während der Cultur erfuhren. Dass indess viele plastische Pflanzenarten auch innerhalb kurzer Zeit in viele oder doch stark divergirende Spielarten sich auflösen können, dafür

legt die Georgine, welche seit 1802, und die Runkelrübe, welche seit Ende des vorigen Jahrhunderts cultivirt wird, Zeugniss ab. Von ersterer bestehen Hunderte von Blüthenspielarten, von letzterer blos fünf wohl unterscheidbare Wurzelvarietäten. Dass die Runkelrübe nur so wenige Varietäten aufweist, liegt wohl hauptsächlich darin, dass es hier die an sich nicht zu grosser Abänderung geneigte Wurzel ist, welche die Varietät bedingt, und weil bei der roheren Feldcultur die Auslese nicht mit solcher Sorgfalt wie bei der Gartencultur betrieben wird.

Wie sehr sich eine neuerworbene Eigenschaft einer Pflanze in der Nachkommenschaft verstärken und befestigen lässt, und wie rasch man bei Berücksichtigung dieser Verhältnisse durch künstliche Auslese eine neue Varietät erziehen kann, dafür gibt Hofmeister[198]) folgendes lehrreiches Beispiel. Im Jahre 1863 beobachtete er eine Abart des *Papaver somniferum*, bei welcher die inneren Staubfäden in Carpiden umgewandelt waren, und zwar zeigte sich dieses abweichende Verhalten bei 11 Percent der ganzen Aussaat. In den folgenden Jahren wurden zur Nachzucht blos Samen von jenen Pflanzen genommen, welche die Abweichung vom normalen Blüthenbau erfahren hatten. Es steigerte sich die Zahl der neuen Spielart wie folgt: 1864 17, 1865 27, 1866 69, 1867 97 Percent. Damit war die neue Spielart so gut wie fixirt.

Manche uns sehr auffällig erscheinende Culturformen gehen rasch durch Auslese aus der Stammform hervor und schlagen dann ebenso rasch in diese zurück, worüber H. Hoffmann[199]) ein sehr charakteristisches Beispiel anführt. Es lässt sich nämlich die wilde gelbe Rübe (*Daucus Carota*) in wenigen Generationen durch zweckmässige Cultur und Auslese in die Culturform mit fleischiger Wurzel umwandeln, und ebenso rasch geht die Rückbildung vor sich, wenn die Samen der cultivirten Form auf schlechtem Boden ausgesäet werden.

Natürliche Zuchtwahl, vollzogen durch den Kampf um's Dasein. Darwin nimmt, wie oben bereits angedeutet wurde, eine natürliche, der künstlichen im Wesen vergleichbare Zuchtwahl (*natural selection*) an, welche in der Weise durch den Kampf um's Dasein in Scene gesetzt wird, dass die infolge der Variation entstandenen, den Existenzbedingungen am besten angepassten organischen Formen erhalten bleiben, alle übrigen verkümmern oder alsbald vernichtet werden.

Die Pflanzen (und Thiere), so behauptet er mit Recht, werden sich im Naturzustande nicht wesentlich anders als im domesticirten verhalten. Während aber der Mensch nur das ihm Augenfällige zur Nachzucht auswählt, gleichgiltig, ob es auch das Bestandfähigste ist, wenn es nur seinem Zwecke entspricht, erhält, verstärkt und befestigt die Natur (durch negative Auslese) alle jene Formen, welche Eigenthümlichkeiten gewannen, die für den Bestand des betreffenden Lebewesens günstig sind, ob dieselben äusserlich in Erscheinung treten oder nicht. Wenn auch durch planmässiges Vorgehen die cultivirten Arten rascher variiren als die frei in der Natur vorkommenden, so müssen die Formen der letzteren Kategorie doch mannigfaltiger sein.

Während die künstliche Züchtung nur periodisch in den Umgestaltungsprocess der Lebewesen eingreift, wirkt die natürliche Auslese ununterbrochen fort. „Still und unmerkbar," so sagt Darwin, „ist sie überall und allezeit, wo sich die Gelegenheit darbietet, mit der Vervollkommnung eines jeden organischen Wesens in Bezug auf dessen organische und unorganische Lebensbedingungen beschäftigt. Wir sehen nichts von diesen langsam fortschreitenden Veränderungen, bis die Hand der Zeit auf eine abgelaufene Weltperiode hindeutet, und dann ist unsere Einsicht in die längst verflossenen geologischen Zeiten so unvollkommen, dass wir nur noch das Eine wahrnehmen, dass die Lebensformen jetzt andere sind, als sie einstens gewesen" [200]).

Die Veränderung der Formen geht also, wie Darwin an dieser Stelle und sonst noch oft betont, in der Natur ausserordentlich langsam vor sich und entzieht sich fast gänzlich der directen Wahrnehmung. Aber gerade dies macht die Beweisführung für die Richtigkeit der Darwin'schen Descendenzlehre (Selectionstheorie) so ausserordentlich schwierig und verwickelt *). Darwin hat ein ausserordentlich grosses Beobachtungsmaterial zur Stütze seiner Anschauung beigebracht, welches sich aber in diesem Buche nicht einmal in Beispielen wiedergeben lässt. Es kann hier nur auf einige allgemeine, von ihm vertretene Gesichts-

*) Es ist mehrfach behauptet worden, Darwin habe der Zeit als solcher einen Einfluss auf die Umgestaltung der Lebewesen zugeschrieben. Darwin hat diese widersinnige Behauptung nie aufgestellt, sondern, wie unter Anderem obiges Citat bezeugt, die Zeit blos insoferne beachtet, als in ihr die von ihr ganz unabhängig zustande kommenden Veränderungen der Organismen sich ausreichend bethätigen können.

punkte mit dem Bemerken hingewiesen werden, dass von einem strengen Beweis für die Richtigkeit dieses Cardinalpunktes seiner Theorie noch nicht die Rede sein könne.

Nachdem durch die künstliche Auslese so viele dem Menschen Vortheil bietende Eigenthümlichkeiten von domesticirten Arten hervorgebracht wurden, so ist es doch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass in der Natur bei der Entstehung von Abänderungen noch häufiger Eigenschaften auftreten müssen, welche für den Bestand des betreffenden Lebewesens von Vortheil sind, welche, um es mit anderen Worten zu sagen, die betreffenden Organismen zum Kampfe um's Dasein ausrüsten. Die natürliche Zuchtwahl muss offenbar durch Kreuzung näher stehender Formen begünstigt werden, da auf diese Weise entstehende Bastarde durch besondere Kräftigkeit auch bezüglich ihrer Zeugungsfähigkeit sich auszeichnen. Die natürliche Zuchtwahl führt zur Divergenz der Charaktere und stärkt dadurch die Nachkommen, da dieselben, wie oben bereits angegeben wurde, im Allgemeinen desto bestandfähiger sind, je weniger sie untereinander übereinstimmen. Die divergentesten Abkömmlinge gleicher Abstammung haben, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle, die meiste Aussicht auf Bestand, während die Zwischenformen, je mehr sie unter einander übereinstimmen, und je weniger sie den gegebenen Bedingungen angepasst sind, desto gewisser zum Aussterben verurtheilt sind. Die natürliche Verwandtschaft der Pflanzen und Thiere, welche im System zum Ausdrucke kommt, und die nichts weniger als ein lückenloses Aufsteigen vom Einfachsten zum Complicirtesten, vielmehr eine Gruppirung um ideale Mittelpunkte darbietet, erklärt sich nach Darwin am einfachsten durch natürliche Zuchtwahl, welche die Divergenz der Charaktere begünstigt und alle Zwischenbildungen beseitigt. Die Uebergangsglieder verschiedener naheverwandter Formen, welche uns die sichersten Aufschlüsse über die Abstammung geben könnten, sind am wenigsten bestandfähig und werden bei dem Umstande, als die natürliche Formenbildung ungemein langsam vorwärts schreitet, nicht oder nur in sehr seltenen Fällen aufgefunden werden können.

Abstammung der Sippen*) des Pflanzenreiches. Ob sämmtliche Organismen aus einer Urform hervorgegangen sind,

*) Unter Sippe verstehen wir mit Nägeli („Abstammungslehre", p. 10) jede systematische Einheit, also Varietät, Art, Gattung, Familie, Ordnung und

lässt sich derzeit ebensowenig ergründen, als es gelingt, die Frage zu lösen, ob die Entstehung des Lebenden aus dem leblosen Stoff nur einmal oder mehrmals stattfand, oder fortwährend vor sich geht.

Abgesehen von jenen, doch nur im Range von Spielarten stehenden Formen des Pflanzen- und Thierreiches, welche unter dem Einflusse oder doch unter den Augen des Menschen entstanden sind, lässt sich thatsächlich Begründetes über die Entstehung der Lebewesen nicht aussagen, sondern nur auf dem Wege der vergleichend morphologischen Untersuchung erschliessen oder als Muthmassung aussprechen.

Dass alle Arten aus Einem Stamme erwuchsen oder, wie man sich ausdrückt, monophyletisch sind[201]), hat die grösste Wahrscheinlichkeit für sich; allein es ist nicht undenkbar, dass die derzeitigen Individuen einer Species auf verschiedene Ausgangspunkte zurückzuführen sind*). Eine solche polyphyletische Entstehungsweise ist aber wohl in höchstem Grade unwahrscheinlich.

Was die Entstehung der Gattungen anbelangt, so darf zunächst nicht übersehen werden, dass der von Linné zuerst scharf präcisirte Gattungsbegriff ganz künstlich ohne Rücksichtnahme auf die Entwicklungsgeschichte formulirt wurde. Durch vergleichende Untersuchungen und durch Feststellung der natürlichen Verbreitungsbezirke konnte gezeigt werden, dass man monophyletische (natürliche) und polyphyletische (unnatürliche) Gattungen anzunehmen habe. Die grösste Zahl der Gattungen scheint monophyletisch zu sein.

Ein Gleiches gilt für die höheren Einheiten des Systems, für die Familien, Ordnungen und Classen. Als Beispiel einer monophyletischen Familie seien die Primulaceen, als Beispiele polyphyletischer die Araceen, Umbelliferen und Palmen angeführt. Dass jene auf blos Einem willkürlich herausgenommenen Unterscheidungsmerkmal beruhenden Abtheilungen, wie die Choripetalen, Sympetalen (unter den Dicotylen), als künstlich, also polyphyletisch zu betrachten sind, leuchtet wohl ein[202]).

Einige specielle Belege zu Gunsten der Darwin'schen Lehre.

a) Unvollkommene Organe. Die Pflanzen tragen oft Theile zur Schau, denen keine Thätigkeit zufällt, die sich morpho-

Classe (vergl. auch Drude in Schenk's „Handbuch der Botanik", Bd. III, 2, p. 210).

*) S. hierüber den vierten Abschnitt, Cap. III.

logisch als unvollkommene Glieder (Phyllome, Caulome etc.), ja als functionslose Organe (z. B. Staminodien etc.) zu erkennen geben. Erst die Lehre von der Veränderlichkeit der Arten wusste diese für die Anhänger der alten Lehre unverständlichen Bildungen zu erklären, ja als wichtige Stütze der Transformationstheorie heranzuziehen. Diese Organe sind entweder „werdende", d. h. in der Entwicklung begriffene, oder „gewesene", functionslos gewordene, oder, um die in diesem Buche eingehaltene Terminologie anzuwenden, rudimentäre oder reducirte Organe (s. Bd. II, p. 86).

Rudimentäre, aber für den Bestand der Pflanze nützliche Organe werden freilich anfangs nur in schwachem Grade fungiren, aber mit beginnender Thätigkeit gehen sie auch der weiteren Ausbildung entgegen. Tritt ein ausgebildetes Organ ausser Function, so atrophirt es nach und nach und abortirt schliesslich. Fälle von Abortus kommen, wie wir in der Systematik gesehen haben, ausserordentlich häufig vor, und die Grasblüthe bietet uns sowohl im Perianth, als im Androeceum und Gynaeceum ausgezeichnete Belege für reducirte und abortirte Organe dar (s. Bd. II, p. 140 und 143).

Ein ausgezeichnetes Beispiel von Organreduction liefern die Labiaten, speciell deren Androeceum. Bei den meisten Labiaten ist das fünfte Staubgefäss abortirt, so dass das Androeceum nur aus vier Gliedern besteht; bei manchen Labiaten sind diese Organe gleich lang (*Mentha*), zumeist aber zwei im Vergleiche zu den anderen klein; bei einigen erscheinen zwei weitere Staubfäden verloren gegangen (z. B. bei *Lycopus*). Auch *Salvia* gehört zu diesen blos mit zwei Staubfäden versehenen Lippenblüthigen; es tritt aber hier noch eine weitere Reduction des Androeceums ein, indem an jedem Staubfaden eine Antherenhälfte fehlt. *Salvia pratensis* ist gynodioecisch, und an den weiblichen, durch kleine Blüthen ausgezeichneten Stöcken fehlt bereits das ganze Androeceum oder ist nur in unmerklichen, functionslosen Resten zu finden.

In vielen Fällen ist es schwer, aus den morphologischen Verhältnissen abzuleiten, ob ein Organ rudimentär oder reducirt ist, doch führen manchmal anderweitige Eigenthümlichkeiten oder Lebensverhältnisse der betreffenden Pflanze auf die richtige Deutung. Wir haben (Bd. II, p. 87) in *Pilostyles* eine phanerogame Pflanze kennen gelernt, deren Vegetationsorgan merkwürdiger-

weise ein Thallom ist. Beblätterte Sprosse sind zweifellos aus Thallomen hervorgegangen; allein in unserem Falle, wo ein Parasit vorliegt, der offenbar wie jeder Parasit einer selbständig assimilirenden Pflanze entstammt, und der sich dem Geschäfte der Assimilation entzieht, da ihm die organische Substanz von der Wirthpflanze her geliefert wird, ist nicht daran zu zweifeln, dass das thallöse Vegetationsorgan auf Theile einer belaubten Pflanze zurückzuführen ist, mithin als reducirtes Organ betrachtet werden muss. Es gibt unter den Blüthenpflanzen völlig chlorophyllose Parasiten, wie z. B. *Lathraea Squamaria*; es gibt andere, welche nur Spuren von Chlorophyll enthalten, wie die Orobanchen. Die kleinen, in diesen Pflanzen häufig nur schwer nachzuweisenden Mengen von Chlorophyll sind für die Ernährung dieser Schmarotzer bedeutungslos; sie sind nichts als ein functionsloser Rest, ererbt von der grünen, nicht parasitären, uns unbekannten Stammpflanze dieser Parasiten. Auch viele Humusbewohner bieten uns ein ähnliches Bild dar. Es gibt welche, die noch sichtlich Chlorophyll führen, wie *Corallorrhiza innata*, andere, welche, wie *Neottia*, keines zu führen scheinen, andere, welche thatsächlich keines enthalten, wie *Monotropa Hypopitys*. Alle diese Humusbewohner sind gar nicht mehr auf Kohlensäure-Assimilation angewiesen, benöthigen mithin des Chlorophylls nicht mehr. In *Corallorrhiza* hat sich ein kleiner Rest von Chlorophyll erhalten; in *Neottia* ist er durch einen anderen Farbstoff gedeckt und erst nach Behandlung der Pflanze mit Weingeist erkennbar (die lichtbräunliche Pflanze wird in Weingeist grasgrün), und leistet in diesem verdeckten Zustande für die Assimilation fast nichts. Die Chlorophyllreste beider Pflanzen sind ein Beleg für die Abkunft dieser Humusbewohner von grünen, selbständig assimilirenden Pflanzen [203]).

b) Schutz- und Lockfärbung. Eine Reihe höchst merkwürdiger Anpassungen wurde im ersten und zweiten Abschnitte mitgetheilt, und namentlich die in vielen Fällen so überaus einleuchtende Beziehung zwischen Blumen und Insecten bildet ein wichtiges Beweismittel für die Darwin'sche Theorie. Ein anderes, gleichfalls sehr einleuchtendes Beweismittel, welches hier kurz erwähnt werden soll, ist die Schutzfärbung (Mimicry). Rindenbewohnende Insecten haben häufig die Färbung der Rinde, auf Laub lebende Insecten oder andere Thiere die Färbung des Laubes; in beiden Fällen sind diese Thiere vor Nachstellungen durch Vögel, Eidechsen etc. gut geschützt. Auch im

Pflanzenreiche hat man ähnliche Erscheinungen beobachtet. Grüne Samen werden schwer im Grase oder im Laube von Thieren gefunden, desgleichen Samen und Früchte, welche im Herbste mit dem Laube abfallen und dessen Farbe annehmen. Es sind dies zumeist Samen oder Früchte, welche durch die Thiere beim Genusse zerstört werden würden. Es gibt aber andere Früchte, welche von Thieren, namentlich Vögeln, gefressen werden, ohne dass die Keimkraft der in der Frucht eingeschlossen gewesenen Samen beim Durchgang durch den Darm des Thieres gelitten hätte. Es wurde auch angegeben, dass Samen vieler Pflanzen, welche von den Vögeln mit den Excrementen ausgeworfen wurden, besser keimen als andere, intact gebliebene (p. 110). In allen diesen Fällen befördern die Vögel die Verbreitung der betreffenden Pflanzen. Es ist nun sehr merkwürdig, dass sich gerade solche Früchte durch lebhafte Färbung auszeichnen, wodurch die Vögel angelockt werden und so der Verbreitung dieser Pflanzen Vorschub geleistet wird. Diese Thatsachen lassen sich gleich den Anpassungserscheinungen zwanglos im Sinne der Darwin'schen Lehre deuten und werden gewöhnlich auch als Stützen derselben herangezogen.

Einwände gegen die Darwin'sche Theorie. Die ausgebreiteten und scharfsinnigen Untersuchungen Darwin's über die Entstehung der Arten haben zunächst die vor etwa dreissig Jahren noch in allgemeiner Geltung gestandene Lehre von der Unveränderlichkeit der Arten vollständig beseitigt. Es wurde der unumstössliche Beweis für die Veränderlichkeit der Pflanzen und Thiere geliefert und mit der grössten Wahrscheinlichkeit dargethan, dass alle derzeitigen Lebewesen aus einfachsten, spontan entstandenen Organismen durch successive Umbildung hervorgegangen sind.

Die Transmutationslehre ist durch Darwin wie von keinem anderen Naturforscher begründet und gefördert worden.

Eine andere Frage ist aber, ob die Selectionstheorie (Lehre von der natürlichen Auslese durch den Kampf um's Dasein) als bewiesen zu betrachten ist, und ob sie, wie so häufig angenommen wird, eine ausreichende Erklärung des Entstehens der Lebensformen zu geben vermag.

Was den ersten Punkt anlangt, so hat ja Darwin selbst nie behauptet, den Beweis für die Richtigkeit seiner Lehre erbracht zu haben; er selbst konnte sie, wie sein oben (p. 189)

wörtlich mitgetheilter Ausspruch mit grosser Deutlichkeit erkennen lässt, nur als eine Hypothese ansehen, für welche allerdings nach seinem Dafürhalten die grösste Wahrscheinlichkeit spricht. Allein selbst dagegen lassen sich einige berechtigte Bedenken erheben.

Vor Allem scheint es doch auffällig, dass verbindende Formen, Zwischenglieder zwischen ausgeprägteren Varietäten oder Arten nicht zu finden sind. Freilich kann diesem Einwurfe einigermassen begegnet werden durch die von Darwin stets gemachte Voraussetzung sehr langsamer Umbildung der Formen und durch die Annahme, dass die Zwischenglieder, als nicht oder unvollständig den gegebenen Bedingungen angepasst, alsbald auch vernichtet werden. Der Einwurf wird weiter durch das von der Descendenzlehre gemachte Zugeständniss vermindert, dass die sogenannten Arten nicht continuirlich variiren, sondern den Perioden der Variabilität andere, längere der Constanz folgen. Die Beweise hiefür müssten vornehmlich den paläontologischen Befunden zu entnehmen sein. Nun ist aber gerade die geologische Urkunde zu lückenhaft, um diesen Nachweis zu ermöglichen.

Da die neuen Abänderungen anfänglich stets nur in schwachem Grade auftreten, in diesem aber dem betreffenden Lebewesen noch nicht die durch die Selectionslehre geforderten Vortheile gewähren — was besonders einleuchtet, wenn man sich vor Augen hält, dass erst vollkommene Mimicry dem Organismus sich nützlich erweisen könne*), — so scheint auch hierin ein der Darwin'schen Hypothese ungünstiges Moment zu liegen.

Die natürliche Zuchtwahl setzt voraus, dass die Pflanzen den äusseren Verhältnissen sich entweder anpassen und zu relativ constanten Formen (Arten) werden, oder als lebensunfähig früher oder später zu Grunde gehen. Man sollte also, die Descendenzlehre Darwin's als richtig vorausgesetzt, vermuthen, dass verschiedene Racen der gleichen Art immer auf verschiedenen Standorten anzutreffen sein müssten. Es hat dagegen Nägeli (1865) in einer grossen Zahl von Beispielen das Gegentheil nachgewiesen, indem er nicht nur die verschiedensten Racen der gleichen Art auf ein und demselben

*) Es ist namentlich von Mivart („*On the genesis of species*", London 1871) betont worden, dass Schutz- und Lockfärbungen nutzlos sind, wenn sie nicht sofort in prägnanter Form zur Ausbildung gelangen, wie denn dieser Autor die Erklärung der Transformation durch successive eintretende Abänderungen verwirft und die Selectionshypothese für unzulänglich erklärt.

Standorte, sondern auch die gleiche Race einer bestimmten Pflanzenart oft auf den heterogensten Localitäten auffand.

Da vielfach die Verbreitungsverhältnisse als angebliche Beweise des Darwinismus hingestellt wurden, so sei hier eine Aeusserung Grisebach's mitgetheilt[204]), welche nicht nur einige an sich höchst werthvolle pflanzengeographische und biologische Daten, sondern auch eine wohl zu beherzigende Mahnung für alle Jene enthält, welche unbedenklich alle Punkte der Darwin'schen Lehre acceptiren.

„Die für die Gebirge Persiens charakteristische Primulaceen-Gattung *Dionysia* wurde von Bunge (1871) monographisch bearbeitet. Polsterförmige Rasen bildend, die den Aretien der Alpen gleichen, ist sie ein ausgezeichnetes Beispiel von der geographischen Beschränkung auf eigenthümliche, selten vorkommende Vegetationsbedingungen. Sie findet sich nämlich nur an vereinzelten unzugänglichen Standorten über dem Niveau von 4000 Fuss, besonders an überhängenden, nach Norden exponirten Klippen. Ihr Wachsthum in ausgebreiteten, der Felswand angeschmiegten Rasen ist so langsam, dass der Jahrestrieb oft kaum eine Linie beträgt und ein solches Polster wohl Jahrhunderte alt sein mag. Die Bedingungen ihres Vorkommens sind so selten vereinigt, dass von den zwölf bekanntgewordenen Arten die meisten (zehn) nur ein einziges Mal, zum Theil an weit voneinander entlegenen Standorten, beobachtet und von ihren dichogamischen Blüthen nur bei einer Art beide Formen gesammelt wurden. Die Exemplare in den Sammlungen scheinen in den meisten Fällen nur von einem einzigen, von späteren Reisenden nicht wieder gefundenen Rasen abzustammen. Da sämmtliche Arten ohne eine Spur von Uebergängen durch zahlreiche scharfe Charaktere ihrer Organisation voneinander geschieden sind, so leitet v. Bunge aus diesen Dionysien gewichtige Bedenken gegen ihren genetischen Zusammenhang ab. Er fordert, ehe solchen Hypothesen eine allgemeine Bedeutung eingeräumt werden könne, fortgesetzte geographische Beobachtungen gerade über die Verbreitung solcher an einzelne Stellen der Erdoberfläche geknüpften Pflanzen und meint, dass man hier die Ecksteine zur Theorie von der Entstehungsweise der Organismen zu suchen habe, und nicht unter den vielförmigen *Rubus*-, *Rosa*-Arten etc., die in ihrer Lebensfähigkeit sich den widernatürlichsten Verhältnissen anbequemen.“

Mit diesen Worten gab Grisebach in Uebereinstimmung mit Bunge seinem Widerstreben gegen den Darwinismus Ausdruck. Wohl leuchtet die Haltlosigkeit der letzten Bemerkung ein, denn man wird die an sich schon schwierig festzustellenden Veränderungen erfolgreicher an leicht variirenden Formen, als an so sprödem Material, wie es die Dionysien sind, studiren können. Aber der von den Anhängern Darwin's nur zu leichtfertig geübten Methode gegenüber, welche durch die Selectionshypothese die genetische Zusammengehörigkeit morphologisch sich nahestehender Formen gleichsam spielend darlegt und häufig die Arten einer Gattung als durch locale Einflüsse entstandene Racen hinstellt, scheint es zweckmässig, auf derartige merkwürdige, einer plausiblen Erklärung nur schwer zugängliche Fälle hinzuweisen.

Was den zweiten Punkt anlangt, ob die Darwin'sche Theorie ausreicht, um die Transformation der lebenden Wesen zu erklären, so muss wohl sofort einbekannt werden, dass in dieser Beziehung der Darwinismus weit überschätzt wurde.

Selbst wenn man die natürliche Zuchtwahl in dem ganzen von Darwin angenommenen Umfange zugibt, so muss man bei einiger Ueberlegung doch sofort zugestehen, dass die Darwin'sche Lehre von etwas Unbekanntem, Unerklärtem ausgeht, nämlich von der individuellen Variation. Durch die Zuchtwahl kann nichts entstehen, es kann nur das Hervortretende festgehalten werden und durch äussere Bedingungen manches im Organismus Verborgene gewissermassen hervorgelockt werden.

Die Annahme, dass die Anlage zur höheren Ausbildung den Organismen inhärire und unter gewissen Verhältnissen früher als unter anderen zur Ausbildung gelange, hat wohl die grössere Wahrscheinlichkeit für sich. Um eine Vorstellung von der Transmutation zu erhalten, dürfte es passend sein, die Entwicklung der Lebewelt unter dem Bilde der Entwicklung eines hochorganisirten Wesens zu betrachten. Die erste Anlage eines solchen Organismus ist eine Zelle. Aus dieser gehen andere hervor, welche, obwohl durchwegs Abkömmlinge eines und desselben Elementarorganes, dennoch in der verschiedensten Weise sich ausbilden. Aus der befruchteten Eizelle einer phanerogamen Pflanze entstehen anfänglich gleichartige Zellen, die sich zu wenig unterscheidbaren Meristemen ausbilden, aus welchen die verschiedenartigsten Zellen und Zellenderivate: Oberhaut-, Paren-

chym-, Bastzellen, Gefässe, Siebröhren etc. etc. hervorgehen, die, so verschieden gestaltet sie nach Grösse, Form, Structur, Inhalt u. s. w. auch sein mögen, doch gleichen Ursprungs sind, und die, wenn auch noch so verschieden in ihrer Ausbildungsweise, doch bezüglich ihrer specifischen Ausgestaltung nicht bis in's Unendliche variiren, sondern gleich den Arten innerhalb engerer Grenzen sich bewegen. Wie hier ohne jede Zuchtwahl die specifische Ausbildung zu Stande kommt und nicht in's Unbestimmte sich verändert, so scheint auch die Entwicklung der Lebewelt aus den ersten, niedersten Organismen stattgefunden zu haben. Diese Anschauung schliesst die Mitwirkung der natürlichen Zuchtwahl unter dem Einflusse des Kampfes um's Dasein nicht aus, räumt aber derselben nur einen beschränkten Einfluss auf die Umgestaltung der Lebewesen ein.

Als Vertreter der Ansicht, welche die Tendenz zur morphologischen Vervollkommnung im Organismus selbst sieht, muss vor Allem Nägeli (1865, 1884) angesehen werden. Nach ihm sind die im System zum Ausdrucke gelangenden morphologischen Differenzirungen die Folgen eines den Organismen inhärenten Triebes, und blos die Anpassung an die speciellen Lebensbedingungen kommt nach seiner Ansicht im Darwin'schen Sinne, durch natürliche Auslese und durch den die letztere bedingenden Kampf um's Dasein, zu Stande.

Die bisherigen Betrachtungen haben die Umgestaltung der Pflanzenformen ausser Zweifel gestellt und die Hervorbildung der heutigen Organismen aus niedrigsten Anfängen im hohen Grade wahrscheinlich gemacht. Welche Ursachen thätig waren, jene wunderbar mannigfaltige Welt aus einfachsten Organismen erstehen zu machen, ist uns unbekannt. Wir dürfen uns indess gar nicht wundern, dass dieses grosse Problem noch ungelöst vor uns liegt, da ein weit einfacheres, aber nahe verwandtes: die Entstehung der so heterogenen Elementarorgane einer Pflanze oder eines Thieres aus der Anlage uns gleichfalls gänzlich unverständlich ist. Hier haben wir ein Object vor uns, welches uns völlig zugänglich ist, einen Vorgang, der sich in kurzer Zeit abspielt, dort aber einen Process, der unermessliche Zeiträume hindurch wirken musste, um sichtliche Veränderungen hervorzurufen. Durch Abänderung der Lebensweise gelingt es uns, den histologischen Charakter einer Pflanze abzuändern und in Einklang mit den neuen Vegetationsbedingungen zu bringen, worüber oben

zahlreiche Beispiele angeführt wurden. Diese Umgestaltungen können so weit gehen, dass der Habitus der Pflanzen total geändert erscheint. Euphorbien werden, wie wir gesehen haben, in heissen Xerophytengebieten zu cactusartig aussehenden Pflanzen; sie stimmen aber nicht nur im Habitus, sondern in der Lebensweise und im histologischen Baue mit den *Cactus*-Arten so sehr überein, dass sie wie diese als gleichwerthige Anpassungsformen an Standort und Klima betrachtet werden müssen. Diese Umgestaltung geht aber über die Anpassung an die äusseren Verhältnisse nicht hinaus, und es ist bei aller Annäherung dieser Euphorbien an die Cactusform von einer Annäherung an den Familiencharakter der Cacteen nichts zu bemerken.

Die erst entstandenen Organismen sind nicht weniger als die Eizelle einer höheren Pflanze geeignet, zu höherer Entwicklung fortzuschreiten. Dies gibt auch der Darwinismus zu. Allein, so darf man fragen, warum sollen jene niedersten Organismen nicht gleich der Eizelle einem bestimmten Entwicklungsgesetze unterliegen? Sehen wir doch die Formen in gesetzmässiger Weise sich vervollkommnen und bei der verschiedenartigsten Anpassung an die Vegetationsbedingungen demselben Entwicklungsgesetze sich in so vollkommener Weise unterordnen, dass wir selbst jetzt schon, wo die Entwicklungslehre der Pflanzen noch lange nicht zum Abschlusse gelangt ist, die genetische Zusammengehörigkeit der Pflanzen, von den Moosen aufwärts bis zu den Angiospermen, begreifen und auch schon mit grosser Wahrscheinlichkeit auf Formen hinweisen können, welche als Bindeglieder (*Coleochaete*-Arten) zwischen Algen und Moosen angesehen werden dürfen [205]).

Es besitzt überhaupt die Transmutationslehre in der Entwicklungsgeschichte eine nicht minder feste Stütze als in den Resultaten der Untersuchungen über die Variabilität der Gewächse. Ja die — bereits in der Organographie und Systematik vorgetragene — ganz und gar auf Thatsachen gestützte Lehre vom Generationswechsel der Archegoniaten im weitesten Sinne des Wortes, welche den früher nur geahnten genetischen Zusammenhang zwischen Kryptogamen und Phanerogamen bewies, in den Pollenkörnern die Mikrosporen, im Embryosack die Makrosporen wiedererkannte u. s. w. — diese Lehre, wie die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen überhaupt, lässt die stufenweise Hervorbildung des Gewächsreiches aus einfachsten Anfängen

wohl nicht minder klar hervortreten als die Darwin'sche Lehre, und vielleicht sogar überzeugender, da die entwicklungsgeschichtliche Forschung strenger, systematischer verfährt und in den Schlussfolgerungen nüchterner zu Werke geht.

Während der Darwinismus auf botanischem Gebiete der vorher nur schwach gestützten Transmutationslehre durch wohlbegründete Beobachtungen Geltung verschaffte, die Transmutation selbst aber nur unvollkommen erklärte, ist es, namentlich dank den tiefen und scharfsinnigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Hofmeister's (1849 bis 1851) gelungen, den genetischen Zusammenhang zwischen Moosen, Gefässkryptogamen, Gymnospermen und Angiospermen auf das unwiderleglichste zu beweisen.

Der Darwinismus hat nicht nur das schon genannte Verdienst, sondern das noch grössere, die biologische Forschung sowohl im Gebiete der Zoologie, als der Botanik zu neuem Leben erweckt und der Systematik das hohe Ziel gesteckt zu haben: die natürliche Verwandtschaft der Organismen festzustellen.

Viele Forscher erblicken die grösste Leistung der Darwin'schen Lehre in der angeblich vollständigen Widerlegung der teleologischen Naturauffassung, derzufolge alle Einrichtungen im Leben des Organismus auf einen vorbedachten Zweck zurückzuführen sind. Nach Darwin entsteht Alles mit Nothwendigkeit, aber es erhält sich nur das und bildet sich nur das weiter aus, was den gegebenen Existenzbedingungen entspricht, oder sich diesen anzupassen befähigt ist. Alles, was den Organismen zum Leben dienlich ist, erhält sich nur durch den eigenen Nutzen.

Die bedeutungsvollen vergleichenden Untersuchungen Hofmeister's über den Generationswechsel der Pflanzen und den genetischen Zusammenhang der Kryptogamen und Phanerogamen hatten die Lehre von der Constanz der Arten bereits auf's tiefste erschüttert. Anfänglich nur im engen Kreise weitblickender Forscher bekannt, drangen sie doch nach und nach allgemein durch, und als einige Jahre später die viel fasslichere Lehre Darwin's auftauchte, konnte sie unter den mit den genannten Untersuchungen vertrauten Botanikern leicht Eingang finden und festen Fuss fassen, denn die Darwin'sche Lehre bewies nur das von einem neuen, fruchtbaren Gesichtspunkte aus, was nach entwicklungsgeschichtlicher Methode bereits als feststehend

angenommen werden konnte: die natürliche Verwandtschaft und gemeinsame Abstammung aller Pflanzen.

Nägeli's und Weismann's Ideen über die Ursachen der Transformation. Nägeli's Ansichten über die allmälige Entwicklung der Pflanzen (Vervollkommnungstheorie) sind schon oben in Kürze geschildert worden. Wie gleichfalls schon bemerkt, leugnet Nägeli nicht die Wirkung der Selection, sieht aber dieselbe nur auf Anpassung und Lebensweise beschränkt.

Nach Nägeli's Ansicht entwickeln sich die Organismen nur aus inneren Ursachen, in aufsteigender Reihe, also unter im Ganzen stetiger Vervollkommnung. Die Concurrenz und der durch dieselbe bedingte Kampf um's Dasein hat für die Umgestaltung der niederen zu den höheren Formen nichts zu bedeuten. Wäre der Kampf um's Dasein nicht thätig, so bliebe die ganze Entwicklungsreihe der Organismen erhalten. Das thatsächliche Fehlen der Zwischenglieder ist auf die Wirkungen der Concurrenz zurückzuführen.

Die „inneren Ursachen" liegen nach Nägeli's Auffassung in der Mechanik jenes Theiles der lebenden Substanz, welcher die erblichen Eigenthümlichkeiten der Organismen festhält. Dieser Protoplasma-Antheil, das Idioplasma, soll im Organismus ein zusammenhängendes Netz bilden und jenen molecularen („micellaren") Bau besitzen, den Nägeli aller Organisation zugrunde legt. In der Mechanik der molecularen (micellaren) Construction des Idioplasma sei es gelegen, dass sich von Generation zu Generation die Complication der Anordnung steigert, wodurch unmerklich die niederen Formen in höhere umgewandelt werden sollen [206]).

Nicht minder hypothetisch ist die von Weismann aufgestellte Ansicht über die Entstehung der Arten. Auch dieser Forscher leitet gleich Nägeli die Variation aus inneren Ursachen her, räumt aber der Selection denselben Einfluss auf die Entstehung der Arten ein wie Darwin. Hingegen leugnet er die Vererbung erworbener Eigenschaften und verlegt alle Ursachen der Variation und Vererbung in das Keimplasma. Dieses überträgt die vorhandenen Eigenthümlichkeiten der Art auf die nächste Generation, und nur durch Vermischung des männlichen und weiblichen Zeugungsstoffes entstehen jene Besonderheiten, welche in der Entwicklung des neu

entstandenen Individuums zutage treten. Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe, Vererbung der im Leben des Individuums erworbenen Eigenschaften sollen ohne jeden Einfluss auf die Nachkommen sein. Die dem Organismus später als nützlich sich erweisenden, neu entstandenen Besonderheiten sollen potentiell schon in dem befruchteten Ei enthalten sein, dessen Keimplasma zum Theil auf die nächste Generation übergeht.

Durch die „Continuität des Keimplasma“ wird nach Weismann das auf den Organismus Ueberkommene vererbt und durch die Vermischung der mit verschiedener Vererbungstendenz behafteten Zeugungsstoffe das specifische Material geschaffen, „mittelst dessen die Selection neue Arten hervorbringt“.

Die Lehre Weismann's blieb selbstverständlich nicht ohne Widerspruch. Dass im Keimplasma die erblichen Eigenthümlichkeiten festgehalten werden, wird wohl allseits zugestanden werden und stimmt wohl im Wesentlichen auch mit Nägeli's Idioplasma-Lehre überein; dass aber die Lebensschicksale des Individuums ohne jeden Einfluss auf die in der phylogenetischen Entwicklung der organischen Formen zum Ausdrucke gelangenden Veränderungen sein sollen, steht mit vielen wohlbegründeten Erfahrungen in Widerspruch. Damit erscheint aber die Weismann'sche Theorie ihrer wichtigsten Stütze beraubt[207]).

Vierter Abschnitt.

Die Verbreitung der Pflanzen.

(Allgemeine Pflanzengeographie.)

I. Capitel.

Grundbegriffe und Hauptfragen.

Aufgabe der Pflanzengeographie. Der Pflanzengeographie fällt die Aufgabe zu, alle auf Vorkommen und Verbreitung der Gewächse bezugnehmenden Gesetzmässigkeiten festzustellen und die Ursachen des Vorkommens und der Verbreitung dieser Organismen zu ermitteln.

Man hat gleich im Beginne der pflanzengeographischen Forschung (Humboldt 1805) die augenfällige Einflussnahme des Klimas und des Bodens auf das Vorkommen der Pflanzen erkannt und versuchte selbst noch in neuerer Zeit (Grisebach 1872), die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der nach der geographischen Lage so verschieden ausgebildeten Pflanzendecke auf die genannten Verhältnisse zurückzuführen.

Allein man reicht, wie wir alsbald sehen werden, mit dieser Erklärung nicht aus. Es ist nothwendig, ausser den gegenwärtig wirkenden Factoren, zu welchen ausser Klima und Boden noch die Concurrenz der Organismen (Darwin 1859) mit allen ihren die Verbreitung der Pflanzen theils hemmenden, theils fördernden Wirkungen zu zählen ist, auch den Einfluss der Vorzeit auf die derzeitige Gestaltung der Vegetationsdecke unseres Erdkörpers zu beachten.

Die Bedeutung früherer Erdzustände für die Erklärung der derzeitigen pflanzengeographischen Verhältnisse ist aber eine

zweifache: erstlich greifen die geologischen Umgestaltungen der Erdoberfläche, namentlich die wechselnde Vertheilung von Wasser und Land, mächtig in die Verhältnisse der Pflanzenverbreitung ein (Forbes 1846); sodann übt die aus den paläontologischen Urkunden zu entnehmende Vertheilung der Vegetation vergangener Erdperioden einen massgebenden Einfluss auf die Pflanzenwelt aller späteren Epochen und auf die der Jetztzeit aus (Unger 1852).

Die allgemeine Pflanzengeographie, mit der wir es im Nachfolgenden ausschliesslich zu thun haben werden, sucht blos das Principielle aller dieser Verhältnisse festzustellen, während der specielle Theil dieser Disciplin die Vertheilung der Arten, Gattungen, Familien etc. aufsucht und die geographisch ausgeprägten, auf Klima, Boden, Concurrenz und auf die Entwicklung der Pflanzenwelt zurückzuführenden Pflanzengebiete (Floren- oder Vegetationsgebiete) zu ermitteln trachtet.

Stand, solares Klima. Den durch die geographische Länge und Breite, ferner durch die Seehöhe bestimmten Punkt der Erdoberfläche, auf welchem eine Pflanze vorkommt, kann man als ihren Stand bezeichnen.

Denkt man sich die Erde von homogener Beschaffenheit und ohne Atmosphäre, so entspricht jedem Punkte ihrer Oberfläche eine bestimmte Sonnenstrahlung, jeder Punkt hat sein durch die Sonnenstrahlung bestimmtes mathematisches oder solares Klima. Dieses ist schon deshalb für die Beleuchtungs- und Wärmeverhältnisse des betreffenden Ortes massgebend, weil alle auf der Erde stattfindenden Strahlungserscheinungen von der Sonne ausgehen, und weil durch das solare Klima die directe Sonnenstrahlung an klaren, wolkenlosen Tagen als maximale, nicht überschreitbare Grösse gegeben ist[208]). Dass Beziehungen des solaren Klimas zur Vegetation existiren, wird wohl nicht zu bezweifeln sein; allein es liegen bisher keinerlei Versuche vor, diese Relationen zu ermitteln.

Wohnstätte, physisches Klima. Jeder Punkt der Erdoberfläche, welcher von Pflanzen bewohnt ist, bietet diesen ein bestimmtes Substrat. Diesem ist die betreffende Pflanze angepasst, hier ist sie auch im Laufe des Jahres bestimmten Witterungsverhältnissen ausgesetzt, deren mittlerer Zustand, das physische (oder reale) Klima des betreffenden Ortes bildet. Hier gedeiht die Pflanze, hier findet sie ihre Wohnstätte.

Das physische Klima ist allerdings in erster Linie von dem solaren abhängig, allein die Atmosphäre*) und der verschiedene Grad der Bedeckung des Himmels modificiren, namentlich durch Regulirung der Wärmeausstrahlung, die Luftwärme; die Nähe oder Ferne des Meeres bedingt die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft, normirt im Vereine mit den Luftströmungen die Niederschlagsmenge, ferner die Luft- und Bodentemperatur derart, dass innerhalb derselben Breite die Temperatur-, Feuchtigkeits- und Regenverhältnisse total verschieden ausfallen können.

Diesen localen klimatischen Einflüssen ist die Pflanze ebenso wie dem Boden angepasst. Indem man von der Einwirkung des Klimas auf die Pflanze oder auf die Vegetation spricht, hat man nur das physische Klima im Auge. Wenn in der Folge kurzweg vom Klima die Rede ist, so ist darunter nur das physische Klima zu verstehen.

Breitenzonen. Da die klimatischen Curven (Isothermen, Isotheren, Isochimenen, Isonephen etc.) den Breite-, beziehungsweise den Längegraden nicht folgen, so ist mit Rücksicht auf die sichtliche Abhängigkeit der Pflanze vom Klima zu erwarten, dass eine strenge Eingliederung der Vegetation in die Zonen der Erde nicht stattfinden wird. Ja es ist, da die Existenz der Gewächse ausser vom Klima auch noch vom Boden, von der gegenseitigen Concurrenz und noch anderen Momenten abhängt, zu erwarten, dass die die Verbreitung der Pflanzen charakterisirenden Linien noch mehr als die klimatischen Curven von den Parallelkreisen und Meridianen abweichen werden.

Nichtsdestoweniger findet eine gewisse Beziehung zwischen den Zonen der Erde und der Verbreitung der Gewächse statt, wie ja im Grossen und Ganzen auch eine Abhängigkeit des Klimas von den Breiten zu bemerken ist.

---

*) Die grosse Bedeutung der Atmosphäre für das Leben liegt nicht nur in ihrem Besitz bestimmter Mengen von Sauerstoff und Kohlensäure, von welchen der erstere für jeden Organismus zur Athmung absolut erforderlich ist, die letztere das wichtigste Nahrungsmittel der grünen Pflanzen bildet; sie liegt auch in der Regulirung der für die Existenz der Lebewesen erforderlichen Temperaturen, indem sie einerseits die Intensität der Sonnenstrahlung mässigt, andererseits die nächtliche Wärmeausstrahlung vermindert. Fehlte der Erde die Atmosphäre, so wäre sie bei Tage der immensen Intensität der directen Sonnenstrahlung, bei Nacht der enormen Kälte des Weltraumes ausgesetzt, welche mit — 100° C. noch zu gering bemessen ist (Hann, „Klimatologie“, p. 163).

Diese rohe, aber im grossen Ganzen doch augenfällige Annäherung des Vorkommens namentlich gewisser Pflanzen und Pflanzengruppen an bestimmte Erdgürtel ist in den Anfängen der Pflanzengeographie besonders von A. v. Humboldt und Meyen[209]) betont und zur geographischen Haupteintheilung des Gewächsreiches herangezogen worden[210]). Man unterschied die Aequatorialzone, die tropischen, subtropischen, die temperirten, subarktischen, arktischen, die Polar- und Circumpolarzonen und versuchte dieselben im Einklange mit den Temperaturen botanisch zu charakterisiren. So sind die Circumpolarzonen (90 bis 82° nördl. und südl. Br.; Mitteltemperatur der Vegetationszeit von — 0·7 bis + 1° C.) bis auf die mit Flechten- und Moosanflug versehenen schneefreien an besonders geschützten und besonnten Lagen befindlichen Steilwände der Berge vegetationslos, und nur hin und wieder tritt auf der Schneefläche der sogenannte rothe Schnee (vergl. Cap. 3 dieses Abschnittes) auf. In den Polarzonen (82 bis 72° nördl. und südl. Br.; Temperatur der Vegetationszeit 1 bis 2° C. breitet sich eine später zu charakterisirende Vegetationsform, die „Tundra“, aus. Erst in der arktischen Zone (2 bis 4° C.) beginnt der Holzwuchs mit verzwergten Birken, Espen, Föhren etc. In der subarktischen Region (4 bis 6°) erscheint die Wiese und der Wald (Nadelwald) als natürliche Vegetationsform, hier ist die polare Grenze des Getreidebaues u. s. w. u. s. w.

Höhenzonen der Vegetation (Regionen). Es nimmt bekanntlich auf Bergen die Wärme mit der Erhebung über die Meeresfläche ab*), und zwar ist die absolute Temperaturdifferenz, welche einem bestimmten Höhenunterschiede entspricht, in den warmen Erdgebieten gleich jener in den gemässigten und kalten, beträgt nämlich für 100 *m* im Jahresmittel etwa 0·6° C.[211]). Der Grund der Wärmeabnahme liegt, wie bekannt, hauptsächlich in der relativ starken Wärmeausstrahlung der über die compacte Erdmasse sich erhebenden Berge und in der grösseren Durchlässigkeit der verdünnten oberen Luftschichten für die directe Strahlung der erwärmten Erdoberfläche im Vergleiche zur Diathermanität der dichten, über der Ebene gelegenen Schichten der Atmosphäre.

---

*) Die Temperaturabnahme in der freien Atmosphäre folgt einem anderen Gesetze, auf welches wir aber nicht eingehen, da es in pflanzengeographischer Beziehung kein Interesse darbietet.

Diese mit der Höhenzunahme sich einstellende Abkühlung des Bodens und der Atmosphäre verursacht die Verschiedenheit der in übereinander liegenden Bergregionen dominirenden Vegetation.

Es ist begreiflich, dass in dem äquatorialen Gebiete mit der Erhebung über die Meeresfläche die grösste Mannigfaltigkeit der Vegetation in den successiven Höhenschichten eintreten muss, und dass in hohen Breiten, wo schon in geringer Seehöhe die letzten Spuren der Pflanzendecke verschwinden, jede solche Regionaleintheilung der Vegetation entfällt.

A. v. Humboldt unterschied in der Aequatorialzone folgende Regionen:

1. die Region der Palmen und Bananen (Seehöhe 0 bis 600 *m*);
2. die Region der baumartigen Farne und Feigen (600 bis 1200 *m*);
3. die Region der Myrten und Lorbeeren (1200 bis 1900 *m*);
4. die Region der immergrünen Laubhölzer (1900 bis 2500 *m*);
5. die Region der sommergrünen Laubhölzer (2500 bis 3000 *m*);
6. die Region der Nadelhölzer (3000 bis 3800 *m*);
7. die Region der Alpensträucher (3800 bis 4400 *m*);
8. die Region der Alpenkräuter (4400 bis 5000 *m*);
9. die Schneeregion (über 5000 *m*).

Je mehr man sich vom Aequator in der Richtung nach den Polen entfernt, desto mehr wird die Zahl dieser Höhenzonen reducirt. Schon im Tropengebiete fällt eine oder die andere dieser Regionen aus; in unseren Gebirgsgebieten beginnt die unterste Höhenzone mit den sommergrünen Laubhölzern und schliesst mit der in allen Theilen der Erde noch nicht ganz vegetationslosen Schneezone ab.

Gleich den Breitenzonen geben auch die Höhenzonen nur eine sehr beiläufige Charakteristik der Pflanzenverbreitung auf unserer Erde.

Flora und Vegetation. In der Pflanzengeographie wird mit Recht zwischen Flora und Vegetation unterschieden. Durch die Anpassung der Pflanzen an den Standort und an das Klima bekommt die Vegetationsdecke jedes Erdgebietes einen specifischen

Charakter, der unabhängig von der systematischen Stellung der daselbst auftretenden Pflanzen zur Ausgestaltung gelangt. So nehmen beispielsweise die Euphorbien des heissen Wüstengebietes die biologische Ausbildung succulenter Pflanzen an und gleichen im Habitus den *Cactus*-Arten (s. Bd. II, p. 278), obwohl sie von diesen systematisch so weit entfernt sind, dass eine nähere Zusammengehörigkeit, also die Abstammung der einen von der anderen, ganz ausgeschlossen ist und jede dieser Formen nur als der Ausdruck der Anpassung an Klima und Standort aufgefasst werden kann.

Die Anpassung an Klima und Boden begründet den Charakter der Vegetation, der systematische Werth der einzelnen Formen den Charakter der Flora eines Gebietes. Während also das Studium der biologischen Verhältnisse zur Kenntniss der Vegetation eines Gebietes leitet, führt die systematische Analyse und die statistische Zusammenfassung der so gewonnenen Daten, nämlich die übersichtliche Zusammenstellung der Formen und Arten, Gattungen, Familien etc. zur Kentniss der Flora des betreffenden Gebietes, Landes etc.

Würde die Ausgestaltung der Pflanzendecke nur von Klima und Boden abhängen, so müssten zwei getrennte, aber in Bezug auf Klima und Boden miteinander übereinstimmende Erdgebiete eine vollkommen gleiche Ausbildung aufweisen.

Dies ist aber gar nicht der Fall, wie folgendes eclatante Beispiel lehrt [212]). Auf Nowaja Semlja kommen 193 Pflanzenarten vor: 10 Species von *Saxifraga*, 20 Cruciferen, darunter 10 *Draba*-Arten, *Dryas octopetala* etc. Dagegen weist die Flora der analog situirten und klimatisch etwa gleichwerthigen Maluinen im Atlantischen Ocean blos 135 Pflanzenarten auf: *Dryas* und die Saxifragen fehlen, von Cruciferen sind nur drei Species zu finden, Myrtaceen, auf Nowaja Semlja fehlend, sind durch eine Species vertreten etc. — kurzum, die Flora hat einen ganz anderen Charakter. Hingegen stimmt die Vegetation beider Gebiete überein: beiderseits völlige Baumlosigkeit, hier wie dort die später zu charakterisirende Tundra, Stauden mit starker Wurzelstockentwicklung und kurze Vegetationsperiode.

Aus der Verschiedenheit der Floren entfernter, aber klimatisch gleichwerthiger Vegetationsgebiete geht hervor, dass Boden und Klima nicht die einzigen Bedingungen für das Vorkommen und die Verbreitung der Pflanzen bilden, und dass diese blos aus-

reichen, die Vegetationsverhältnisse der Erdgebiete auf ihre Ursachen zurückzuführen. Zur Erfassung des Florencharakters der Erdgebiete ist es, wie wir gleich sehen werden, auch nöthig, auf die Entstehungsgeschichte der Pflanzenwelt zurückzugehen.

Periodicität der Vegetation, Vegetationsperiode. Dass die Vegetationsprocesse jeder Pflanze und jeder Pflanzenart rhythmisch ablaufen, ist schon früher erörtert (p. 36) worden.

Es lässt aber auch die gesammte Vegetation jedes Erdgebietes eine bestimmte Periodicität erkennen, wenigstens im grossen Ganzen. Bei uns erwacht die Vegetation im März und währt bis in den October oder November. Diese Grenzen sind nicht absolut richtig, da manche sehr niederer Temperatur angepassten Pflanzen auch in der angenommenen Ruheperiode sich weiterentwickeln. Aehnlich verhält es sich auch in vielen anderen Vegetationsgebieten. Man nennt die häufig nicht mit absoluter Genauigkeit anzugebende Dauer der Gesammtvegetation eines Landes dessen Vegetationsperiode. Für die pflanzengeographische Charakteristik der Erdgebiete ist die Dauer der Vegetationsperiode von hoher Wichtigkeit.

Nur in der feuchtheissen, innerhalb der Wendekreise gelegenen Zone und auf manchen auch ausserhalb derselben befindlichen Inseln mit sehr gleichmässigem Klima dauert die Vegetationsperiode das ganze Jahr hindurch. Aber auch in diesem Falle gibt sich die Periodicität der Vegetation dadurch zu erkennen, dass bestimmte Arten zu bestimmten Jahreszeiten blühen und fruchten. Die Vegetationsperiode kann aber in sehr kalten und sehr trockenen Gebieten beträchtlich eingeschränkt sein. Im Taimyrlande (72·5° nördl. Br.) währt dieselbe blos zehn Wochen, in den echten Steppen und Wüsten geht sie über diese kurze Zeitgrenze nicht viel hinaus.

Zwischen diesen Extremen bewegen sich die Einzelnfälle. Dabei ist aber zu beachten, dass in den kalten Gebieten die Winterkälte, in den Steppen der gemässigten Zonen einerseits die Winterkälte, andererseits die Sommerdürre die Vegetation verhindert. In heissen Xerophytengebieten wird die Sommerdürre zur einzigen Ursache des Vegetationsstillstandes.

Durch die periodische Einwirkung sehr hoher und sehr niederer Temperatur kann auch ausserhalb der Steppengebiete eine doppelte Vegetationsperiode innerhalb eines Jahres hervorgerufen werden,

welche einmal durch Sommerdürre, sodann durch Winterkälte unterbrochen wird. Anklänge an diesen doppelten Jahreswechsel der Vegetation sind selbst in unseren Gebieten schon zu beobachten.

Verbreitungsweise. Die Ursachen des derzeitigen Vorkommens der Pflanzen sind, wie schon angedeutet, sehr verschieden. Worauf man zuerst das Augenmerk lenkte, das sind die unter unseren Augen vorsichgehenden Wanderungen der Pflanzen.

Welcher Mittel sich die Pflanze bedient, um neues Terrain zu erobern, ist in einem früheren Capitel (p. 105 ffd.) auseinandergesetzt; dort kamen auch die Vehikel, welche die Ausbreitung der Pflanzen befördern: Wind, Wasser, Thiere etc., zur Sprache.

Wie langsam, z. B. mittelst Knollen, Nebenknollen, Ausläufer, oder wie schnell, z. B. mittelst ausserordentlich kleiner, durch Luftströme leicht weit hinwegzuführender Sporen, die Verbreitung auch immer geschehen möge; in jedem Falle finden wir die Eignung zur Migration den Gewächsen angeboren, ja es muss die Wanderungsfähigkeit der Pflanzen geradezu als eine unbegrenzte angesehen werden, und nur die äusseren klimatischen Verhältnisse, die materielle Beschaffenheit der Erdkrume, die Configuration des Bodens, Meere und Flüsse, endlich der Mitbewerb anderer Pflanzen und Thiere setzten der Ausbreitung der Pflanzen eine Grenze.

Freilich darf nicht übersehen werden, dass manches scheinbare Hinderniss in gewissen Fällen geradezu die Wanderung der Gewächse befördert, so z. B. das Meer, das, wie Grisebach sich ausdrückt, durch seine Ausbreitung die Vegetationsgebiete trennt und durch seine Strömungen verbindet [213]). Die meisten in's Meer fallenden Samen und Früchte gehen zu Grunde, während sie, auf geeigneten Boden gefallen, gekeimt und sich entwickelt hätten. Aber es gibt Samen und Früchte, welche langen Aufenthalt im Wasser vertragen und, wie wir gesehen haben (p. 109), durch die Strömungen des Meeres auf entlegene Küsten geführt, sich weiterentwickeln. Sie machten eine Wanderung durch, welche selbst auf ebenem Boden und unter durchaus günstigen Vegetationsverhältnissen erst in viel längeren Zeiträumen möglich gewesen wäre. So trugen die Meeresströmungen dem kleinen, von anderen Inseln weit entfernten, zwischen Vorderindien und Neuholland gelegenen Keeling-Eiland die ganze daselbst auftretende Vegetation zu, die ihren fremdartigen Charakter genug zur Schau trägt, denn die daselbst auftretenden 20 Pflanzenspecies gehören

19 verschiedenen Gattungen an, und diese reihen sich in nicht weniger als 16 verschiedene Pflanzenfamilien ein (Darwin).

Klima und Boden setzen einerseits der Ausbreitung der Gewächse eine Schranke, andererseits können sie der Wanderung förderlich sein. In der Regel wird eine sich ausbreitende Art bei rascher Migration sich stationär verhalten, und desto besser gedeihen, je mehr die neuen Klima- und Bodenverhältnisse sich jenen nähern, unter welchen die betreffende Art zu leben gewohnt war. Aber bei langsamer Wanderung können etwaige klimatische Aenderungen zur Entstehung neuer Anpassungsformen führen, welche unter den neuen Verhältnissen mehr prosperiren als ihre Stammeltern.

Der Grad der Wanderungsfähigkeit einerseits und die Förderungen und Hemmungen der Migration durch äussere Einflüsse andererseits rufen nothwendigerweise schon in der Jetztzeit eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Areale nach Form und Grösse hervor, und schon die relativ stabilen Verhältnisse der gegenwärtigen Erdperiode bedingen eine fortwährende, wenn auch in kurzen Zeiträumen betrachtet, zumeist nur geringe Abänderung der Arealgrenzen.

Dass überall, wo die Bedingungen der Vegetation selbst nur zeitweilig vorhanden sind, z. B. in jahrelang völlig trocken gebliebenen Wüsten- und Steppengebieten nach stärkerem Regen sich die Pflanzenwelt einstellt, je nach den Verhältnissen natürlich länger oder kürzer ausdauernd, hat seinen Grund in der immensen Vermehrungsfähigkeit der Gewächse und in der fortwährenden Thätigkeit jener Vehikel, welche die Samen, Sporen, überhaupt die Organe der Vermehrung verbreiten.

Dass aber in jedem Vegetationsgebiete jene Pflanzen zu finden sind, welche diesem Gebiete angepasst sind, hat seinen Grund selbstverständlich in den Aeusserungen der Concurrenz. Auf einen bestimmten Boden fallen nämlich Samen der verschiedensten Pflanzen, aber nur jene erobern das Terrain, welche schon von Natur aus dem betreffenden Standort angepasst sind.

Einfluss des Klimas*) auf die Vegetation. Abgesehen von den kältesten und trockensten Gebieten, ist die Erdoberfläche überall von Pflanzen bewohnt. An allen Orten erscheinen uns die Gewächse den specifischen klimatischen Bedingungen an-

*) Vergl. oben, p. 204—205.

gepasst. Dies drückt sich nicht nur in dem Charakter der einzelnen Pflanzen aus, welche durch die Anpassung an das Klima zu Xerophyten, Hygrophyten, Mikrothermen etc. (s. oben, p. 20ffd.) werden, sondern auch in der Zeit und Dauer der Vegetationsperiode des betreffenden Erdgebietes (p. 209).

Vergleichen wir das Vorkommen der Pflanzen mit den klimatischen Haupttypen: dem See-, Continental- und Höhenklima, so finden wir, dass in dem mehr feuchten, in Bezug auf die Temperatur weniger extremen Seeklima die Pflanzen vorwiegend einen hygrophytischen Charakter annehmen und selbst die baumartige Vegetation relativ grössere Ansprüche an Luft- und Bodenfeuchtigkeit erhebt, während in dem trockenen und grösseren Temperaturextremen ausgesetzten Continentalklima die Vegetation im Grossen und Ganzen sich mehr dem xerophytischen Charakter nähert und nur localisirt, in der Nähe der Gewässer und der diesen angeschmiegten Pflanzenformationen (Wiese, Wald etc.) ein Umschlag in den hygrophytischen Typus eintritt.

Der grösseren Trockenheit entspricht auch eine geringere Bewölkung des Himmels, mithin eine stärkere Insolation der Gewächse, so dass in den trockenen Gebieten nicht nur die geringere Feuchtigkeit, die höhere Sommertemperatur, sondern auch die länger andauernde Insolation mitwirkt, um den xerophytischen Vegetationscharakter daselbst auszuprägen.

Ein ganz specifischer Charakter kommt dem Höhenklima zu. Mit der Erhebung über die Meeresfläche stellt sich in den Gebirgen Abnahme der Temperatur, des Luftdruckes und der Luftfeuchtigkeit, hingegen Zunahme der Strahlungsintensität, gesteigerte Verdunstung infolge gesteigerter Lichtintensität[214]) verminderten Luftdruckes und geringerer Luftfeuchtigkeit ein. Die Gebirge sind geringeren Temperaturschwankungen unterworfen als die Ebene. Dadurch, ferner durch die Reichhaltigkeit des Regenfalles nähert sich das Höhenklima dem Seeklima. Allein die starke Evaporation, Insolation, die geringe Luftfeuchtigkeit und der verminderte Luftdruck dürfen bei Beurtheilung des Vegetationscharakters der Montan- und Alpenregion nicht bei Seite gelassen werden. Es leuchtet ein, dass die alpinen Gewächse so eingerichtet sein müssen, um reichen Regenfall ebenso wie starke Verdunstung zu ertragen.

Der Vegetationscharakter höherer Breitenzonen nähert sich allerdings dem der höheren Regionen, was wohl hauptsächlich

auf die mit der Breiten- und Höhenzunahme erfolgende Temperaturabnahme zurückzuführen ist; allein indem die Pflanzen auf ihren Wanderungen die Richtung nach den Polen nehmen, finden sie doch vielfach andere klimatische Verhältnisse, als wenn die Migration der Höhe folgt.

Es ist in Betreff der Unterschiede, welche zwischen der Wanderung einer Pflanze nach höheren Breiten und nach höheren Regionen bestehen, auch noch zu beachten, dass sich das Klima der Gebirge von jenem der Polargegenden bei gleicher Luftwärme durch höhere Bodenwärme und, wie schon erwähnt, auch durch grössere Lichtintensität*) unterscheidet. Die Länge des Tages in hohen Breiten bildet keinen Ersatz für die geringe daselbst herrschende Strahlungsintensität, deshalb ist bei gleicher Luftwärme die Höhenflora doch reichlicher als die entsprechende nordische Vegetation entwickelt.

Je vollständiger eine Pflanze den klimatischen Verhältnissen angepasst ist, desto mehr wird das Klima ihrer Verbreitung eine Grenze setzen. Indess bewährt sich das ausserordentliche Anpassungsvermögen der Pflanzen auch dem Klima gegenüber: es ent-

---

*) Der Einfluss der Lichtintensität auf den Charakter der Pflanzen in verschiedenen Breiten und Höhen ist bisher noch nicht gewürdigt worden, vielleicht deshalb, weil die erforderlichen physikalischen Daten fehlen. Vergleichende Bestimmungen der sogenannten chemischen Intensität des Sonnenlichtes in verschiedenen Breiten liegen wohl vor. (S. hierüber Hann, l. c., p. 76. Die relative Intensität der chemischen Strahlung beträgt während eines ganzen Tages zur Zeit des Frühlingsäquinoctiums am Pol 20, in St. Petersburg [60° nördl. Br.] 253, in Neapel [41° nördl. Br.] 472, Bombay [19° nördl. Br.] 661, Borneo [0°] 716.) Allein aus diesen Daten liesse sich nur ein Schluss auf die durch das Licht erfolgende Wachsthumsretardation der positiv heliotropischen Organe ziehen. Es wäre zur Beurtheilung der fraglichen Verhältnisse wichtig, die Intensität der sogenannten assimilatorischen Strahlen für verschiedene Breiten zu kennen.

Von vorneherein lässt sich allerdings annehmen, dass bei Bedeckung des Himmels die sogenannten chemischen (starkbrechenden) Strahlen stärker absorbirt werden als die schwächerbrechenden Strahlen von grosser assimilatorischer Wirkung, so zwar, dass in nordischen trüben Gebieten das Wachsthum, soweit es durch das Licht beeinflusst ist, weniger gehemmt wird als die Assimilation, hingegen in starkbesonnten Gebieten der verstärkten Production organischer Substanz durch die Wachsthumshemmung (infolge gesteigerter Intensität der sogenannten chemischen Strahlen) ein Gegengewicht gegeben ist. Dass die Ueppigkeit der Vegetation in den heissfeuchten Tropengebieten unter Anderem auch in der Schwächung der starkbrechbaren Strahlen gelegen ist, möchte nach den hier gegebenen Andeutungen kaum zu bezweifeln sein.

stehen durch successive Angewöhnung an geänderte Vegetationsverhältnisse die klimatischen Spielarten der Gewächse.

Der Charakter dieser klimatischen Varietäten spricht sich im Habitus und oft auch in mancher morphologischen Eigenthümlichkeit aus, so dass sich solche Spielarten systematisch charakterisiren lassen. Am meisten prägt sich aber in solchen Varietäten die geänderte Lebensweise aus, die wieder in der veränderten Dauer der Vegetationsperiode zum Ausdrucke gelangt.

Während beispielsweise die sibirische Lärche (*Larix sibirica*), welche nach genaueren neueren Untersuchungen nur eine klimatische Varietät der *Larix decidua* ist[215]), eine Vegetationsperiode von zehn Wochen aufweist, erstreckt sich diese Periode bei unserer Lärche (*Larix europaea*), die auch nur als klimatische Varietät der genannten Species aufzufassen ist, auf sieben Monate. Je nach Standort und Klima hat die Föhre (*Pinus silvestris*) eine Vegetationsperiode von drei bis acht Monaten. Ein so weiter Spielraum ist der jährlichen vegetativen Thätigkeit solcher Pflanzen gegönnt, welche sowohl im See-, als im Continentalklima fortkommen. Hingegen benöthigt die an das Seeklima gebundene Buche (*Fagus silvatica*) eine jährliche Vegetation von mindestens fünf Monaten[216]).

In der Sahara gibt es Gebiete, in welchen durch Jahre hindurch kein Regen fällt. In den regenlosen Jahren sind diese Districte selbstverständlich vollständig vegetationslos. Fällt Regen nieder, so keimt auch hier rasch eine kurzlebige xerophytische Vegetation auf. Hingegen regnet es im äquatorialen Kalmengürtel täglich mehr als neun Stunden. In St. Petersburg beträgt die jährliche Regenmenge 450, in Wien 574, in Triest 1093*mm*. Sie steigert sich bis auf 7100 (Maranhao), ja sogar bis auf 12526*mm* (Cherrapungi)[217]). Trotz dieser colossalen Verschiedenheit in der Regenmenge findet sich in allen diesen Gebieten vegetatives Leben, welches selbstverständlich der Grösse des mittleren Regenfalles angepasst ist.

Nicht minder gross sind die Temperatursunterschiede in den verschiedenen Vegetationsgebieten. Die jährlichen Temperatursunterschiede betragen in Irland blos 11°, in Wien 38°, in Irkutsk 64°. Je grösser die jährliche, desto grösser ist auch in der Regel die tägliche Temperatursdifferenz. Beispielsweise beträgt in tropischen Wüstengebieten im Sommer der tägliche Temperatursunterschied manchmal 30 bis 40° und sogar darüber[218]).

Diese ausserordentlichen Verschiedenheiten der Temperaturs- und Feuchtigkeitsverhältnisse verschiedener Erdgebiete werden den Uebergang einer Pflanzenform aus einem Extrem in das andere unmöglich erscheinen lassen. Allein man ist, indem man die aus der freien Natur gewonnenen Beobachtungen allein berücksichtigt, geneigt, die Anpassungsfähigkeit der Gewächse gegenüber dem Klima zu unterschätzen. Das Experiment zeigt vielfach, wie gross das Accommodationsvermögen der Pflanze gegenüber den klimatischen Factoren ist. Viele Pflanzen vertragen beispielsweise einen viel feuchteren Boden und eine viel feuchtere Luft als sie im Freien zu erobern im Stande sind. Es sei hier an die oben (p. 51) mitgetheilte Umgestaltung von *Taraxacum officinale* erinnert, welche diese Pflanze erfährt, wenn sie im dunstgesättigten Raume gezogen wird. In einer so feuchten Luft, in einem constant feucht erhaltenen Boden kommt aber *Taraxacum officinale* im Freien nicht vor, nicht weil diese Pflanze durch die genannten Bedingungen nicht gefördert werden würde, sondern weil sie unter solchen Verhältnissen der Concurrenz mit anderen Pflanzen, welche der grösseren Feuchtigkeit vollkommener angepasst sind, nicht gewachsen ist. Das Anpassungsvermögen ist, wie das Experiment lehrt, vorhanden, allein der Mitbewerb anderer Pflanzen, welche bestimmten klimatischen Bedingungen besser angepasst sind, lässt die Accommodationskraft nicht zur Geltung kommen. So ist es zu erklären, dass das Klima der Ausbreitung der Gewächse vielfach so enge Grenzen setzt.

Wenn ein Vordringen einer Pflanzenform aus einem trockenen Gebiete in ein feuchtes, aber annähernd gleich temperirtes stattfindet, so äussert sich dies in der Regel zunächst in einer reichlicheren Ausbildung der Vegetationsorgane und in einer Verlängerung der Vegetationsperiode. Umgekehrt stellt sich rascheres und häufig auch reichlicheres Blühen und Fruchten, ferner Abkürzung der Vegetationsperiode ein (vergl. oben, p. 61 ffd.).

Im Allgemeinen wird man auch sagen können, dass die Empfindlichkeit der Pflanzen gegen die Wirkung der Luftfeuchtigkeit und Wärme desto grösser ist, je grösser die mittlere Feuchtigkeit ist, welcher sie sich angepasst haben, so dass — ebenfalls nur im Allgemeinen gesagt — der Uebergang aus dem feuchten Klima in das trockene mehr erschwert ist, als der Uebergang aus trockenen in feuchte Gebiete.

Einfluss des Bodens auf die Verbreitung der Pflanzen. Kaum weniger verwickelt als der Einfluss des Klimas ist der des Bodens auf die Gewächse. Die Schwierigkeit, die Beziehung des Bodens zur Pflanzenverbreitung zu erfassen, spricht sich zunächst in der Verschiedenheit der Ansichten aus, welche selbst noch in neuerer Zeit über diesen Gegenstand geäussert werden.

Von einer Seite wird die chemische, von der anderen die physikalische Beschaffenheit des Bodens, namentlich sein Verhalten zum Wasser, als die Ursache der Beziehung zwischen Pflanze und Boden betrachtet[219].

Wie die nachfolgende Auseinandersetzung lehren wird, liegt hier die Wahrheit in der Mitte: in manchen Fällen entscheidet über die Vegetation die physikalische, in anderen die chemische, in den meisten Fällen die chemische und physikalische Beschaffenheit des Bodens.

Um den chemischen Einfluss des Bodens auf die Vegetation und den specifischen Einfluss bestimmter Bodenarten auf bestimmte Pflanzenarten richtig beurtheilen zu können, dürfte es passend sein, folgende Thatsachen in den Vordergrund zu stellen.

Die Anpassung der Gewächse an den Boden spricht sich zunächst in einer gewichtigen chemischen Thatsache aus: die Pflanzen haben sich im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung gewisse allgemein verbreitete Bodenbestandtheile nutzbar gemacht, welche, da sie eine bestimmte, im Organismus durch nichts zu ersetzende Function übernommen haben, für die Pflanze unentbehrlich geworden sind. Es sind dies Verbindungen von Kalium, Phosphor und Schwefel bezüglich aller, von Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor und Schwefel bezüglich der chlorophyllhaltigen Gewächse.

Diese Stoffe sind für den Chemismus der Pflanze unentbehrlich geworden. Aber wie die Wasserculturversuche (Bd. I, 2. Aufl., p. 194) lehren, kommen die Gewächse mit sehr kleinen Mengen dieser Nährstoffe aus, welche wohl in allen natürlichen Böden und allen natürlichen Wässern des Festlandes vorhanden und für die überwiegende Mehrzahl der Pflanzen überall auch in genügender Menge vorhanden sind.

Es gibt aber doch Pflanzen, welche bestimmte Mineralstoffe in grösseren Mengen benöthigen, z. B. die ausgesprochenen Kali-

pflanzen (*Fumaria officinalis, Artemisia Absinthium*, Weizen etc.), welche nur auf kalireichem Boden gedeihen. Ein Gleiches gilt für die Schutt- oder Ruderalpflanzen, welche nur auf einem an Nitraten reichen Boden fortkommen oder hier besonders üppig gedeihen (*Hyoscyamus niger* u. a.). Die Halophyten kommen nur auf Böden fort, welche reich an Natronsalzen sind, namentlich Chlornatrium, schwefelsaures und kohlensaures Natron enthalten, weshalb sie auch Natronpflanzen genannt werden.

Mit Rücksicht auf den chemischen Einfluss des Bodens auf die Vertheilung der Pflanzen darf auch nicht übersehen werden, dass manche Bodenstoffe auf gewisse Pflanzen schädlich einwirken und deren Vorkommen auf Böden, welche diese Bestandtheile enthalten, ausschliessen. So vor Allem die Natronverbindungen, welche selbst in kleiner Menge die Entwicklung der gewöhnlichen Vegetation behindern. Abflusswässer der Salinen schädigen die krautige, selbst die tiefwurzelnde Strauch- und Baumvegetation. Die in Holland aus Meeresgrund durch Trockenlegung entstandenen „Polder“ werden erst nach Jahren fruchtbar, bis der Regen das Chlornatrium in die Tiefe des Bodens geführt hat.

Schilfrohr und andere kieselreiche Gräser kann man in Wassercultur allerdings ohne alle Kieselsäure bis zur Fruchtreife normal erziehen; aber die so cultivirten Pflanzen dürfen dem Winde nicht ausgesetzt werden, weil die kieselfreien Blätter nicht jenen Grad von Steifheit und Widerstandskraft besitzen, welche zu ihrem Gedeihen im Freien erforderlich ist. Die Kieselsäure ist bei der Entwicklung dieser Pflanzen wohl unbetheiligt, allein für ihren Bestand unter den gegenwärtigen Verhältnissen ist sie unentbehrlich.

Es gibt also specifische Nitrat-, Natron- und Kieselpflanzen und auch von Kalipflanzen kann man sprechen, wenn man darunter das Gebundensein dieser Gewächse an einen k a l i r e i c h e n Boden versteht.

Hingegen hat es einen anderen Sinn, wenn man von Thonpflanzen (*Tussilago Farfara, Alchemilla arvensis*) oder von Kalkpflanzen spricht. Es ist die Thonerde für jede Pflanze gleichgiltig und die meisten Gewächse nehmen diesen Stoff gar nicht auf. Und doch gibt es Gewächse, welche den Thonboden jedem anderen Boden vorziehen, wenigstens in gewissen Gegenden. Der Kalk ist für jede grüne Pflanze unbedingt nothwendig, für die Kalkpflanzen ebenso wie für die Kalipflanzen, Thonpflanzen etc. Es

gibt aber doch zahlreiche Gewächse, welche so gut wie ausschliesslich nur den Kalk bewohnen (*Adonis vernalis, Taxus baccata, Pinus austriaca* [*Laricio*], *Evonymus verrucosus* etc.). Innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes finden diese Gewächse die günstigsten Feuchtigkeits- und Wärmeverhältnisse im Kalkboden; es ist eben der physikalische Charakter dieser Bodenart, welcher das Gedeihen dieser Pflanzen bedingt.

Um den Einfluss der physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse zu verstehen, dürfte es zweckmässig sein, auch noch auf einige andere fundamentale Thatsachen hinzuweisen.

Equisetum arvense kommt häufig auf Sandboden vor. Diese Pflanze ist reich an Kieselsäure; man hat sie häufig unter die specifischen Kieselpflanzen gestellt. Manche Botaniker haben diese Pflanze aber vorwiegend auf Thonboden gesehen und sie als ein thonholdes Gewächs bezeichnet. Ihre Nahrung findet diese Pflanze ebenso gut auf Thon, als auf Sand, auch die Kieselsäure, so dass *Equisetum arvense*, wenn es auf Thon vorkommt, nicht aufhört, im chemischen Sinne eine Kieselpflanze zu sein. Entscheidend für ihr Vorkommen auf diesem oder jenem Substrat ist die Bodenfeuchtigkeit: sie gedeiht auf dem das Wasser leicht durchlassenden Sandboden dann, wenn derselbe durch häufige Niederschläge genügend feucht erhalten wird; sie gedeiht aber ebenso gut auf dem für Wasser schwer durchlässigen Thonboden, wenn dieser von unten her, z. B. durch das Grundwasser, die für das Gedeihen dieser Pflanze erforderliche Wassermasse bekommt.

Pflanzen, welche in wärmeren Erdgebieten den Thon bevorzugen, werden in kälteren, höher oder nördlicher gelegenen Districten auf dem durchlässigen, trockenen, warmen Kalkboden ein besseres Fortkommen finden. An der Polargrenze des Weizens kommt diese Culturpflanze nur mehr auf Kalkböden vor, während diese Getreideart in wärmeren Ländern auch auf kälteren, feuchten, selbst sehr thonreichen Böden gedeiht. Dass an der Ostküste der Adria die Mediterranflora weiter nach Norden reicht, als an der Westküste, scheint vorwiegend in Bodenverhältnissen, nämlich in den warmen Kalkböden Istriens und Dalmatiens und in den aus schwer durchlässigem Boden und Gestein bestehenden Küsten Ober- und Mittelitaliens zu liegen [220]).

Nicht nur die Beschaffenheit der oberen Bodenschichte, auch die Qualität des Untergrundes begründet häufig die Existenz-

fähigkeit der Pflanzen auf ihren Standorten. Ist der Untergrund für Wasser undurchlässig, besteht er beispielsweise aus Thon, feinem Mergel, Fels etc., so bleibt die Feuchtigkeit im Obergrunde länger erhalten, kann sich aber daselbst bis zur stagnirenden Bodennässe, wie in den Moorböden, steigern. Sand, Schotter, Gerölle, grobe Mergel und selbst poröse Gesteine, wie Muschelkalk und Kreide, lassen das Wasser des Obergrundes leicht passiren, so dass dieser nur bei reichlichem Regenfall durchnässt ist, im Uebrigen aus dem Untergrund durch Capillarität sich in einer den meisten Pflanzen zusagenden Weise feucht erhält.

Viele krautartigen Gewächse senden ihre Wurzeln nur in die oberen Bodenschichten, die Holzgewächse und selbst gewisse krautige Pflanzen, z. B. manche Kleearten, Luzerner Klee, Esparsette, schöpfen das für sie erforderliche Wasser aus tiefen Bodenschichten, erfordern also zu ihrem Gedeihen eine beträchtliche Tiefe des Vegetationsbodens (s. oben, p. 57).

Jeder reine Urboden, der blos aus den Verwitterungsproducten der Gesteine besteht, ist im Vergleiche zu humusreichem Boden (Vegetationsboden) steril, kann aber doch einen spärlichen Anflug kleiner, genügsamer Pflanzen vertragen, welche zugrunde gehend und in Humuskörper sich umwandelnd, seine Fruchtbarkeit befördern. Jahrtausende vergehen, bis der reine Urboden eine so hohe Humusdecke erlangt hat, um einer mächtigen Baumvegetation, dem Walde, eine gesicherte Heimstätte zu bieten. Dieser Process der Bodenverbesserung lässt sich in der Cultur nur unter grossen Schwierigkeiten durchführen, wie die Aufforstung nackter, steiniger Berge oder verkarsteter Gebiete lehrt.

Während die wildwachsende, auf einem bestimmten Boden sich fortwährend erneuernde Vegetation diesen verbessert und einer bezüglich der Unterlage anspruchsvolleren Vegetation vorarbeitet, vermindern die Culturpflanzen die Bodengüte, indem mit den Ernten jene Mineralbestandtheile vom Felde geführt werden, die für die Pflanzenernährung unbedingt erforderlich, aber doch nur spärlich im Boden vorhanden sind, namentlich die Phosphorsäure, die dann dem Boden durch Düngung oder durch neue Aufschliessung der Gesteinstheile während der Brache wiedergegeben werden müssen.

Der Grad der Fruchtbarkeit des Bodens ist ein ausserordentlich verschiedener. Die besten Fruchtböden in unseren

Gebieten sind ehemaliger Laubwald, besonders Eichen- und Buchenwald. Durch die Vegetation der Bäume, des Unterholzes, der Stauden und Kräuter wird der Boden in den verschiedensten Tiefen aufgeschlossen, durch das niederfallende, vermodernde Laub wird die Humusschichte alljährlich vergrössert, bereits aufgeschlossene Mineralbestandtheile werden dem Boden zugeführt und dadurch der beste Vegetationsboden geschaffen.

Auf der anderen Seite stehen natürliche Böden, welche ganz unfruchtbar sind. Frisch aufgebrochenes, undurchlässiges Gestein, z. B. krystallinischer Schiefer, Granit etc., lassen nicht den geringsten Vegetationsanflug zu. Erst wenn eine zarte Verwitterungsschichte sich gebildet hat, kann eine Ansiedelung von Flechten, oder bei starker Berieselung von Algen oder Moosen platzgreifen. Hingegen können poröse Gesteine, wie Muschelkalk sofort besiedelt werden.

In Gebirgen stellt sich auf den in Verwitterung begriffenen Felsmassen der oberen Regionen eine xerophytische, in den tieferen Regionen, deren Boden aus feintrümmerigen Gesteinsmassen, aus Sand und Thon besteht und begreiflicherweise reichlicher durchfeuchtet ist, eine hygrophytische Vegetation ein.

Völlig unfruchtbar wird der Boden, wenn der Gehalt an Natronsalzen eine gewisse Grenze überschreitet. Die Salzsteppen sind an solchen Stellen völlig vegetationslos. Erst nach sehr langen Zeiträumen werden solche Böden einer halophytischen Vegetation zugänglich, bis der Regen den Ueberschuss der Salze in tiefere Bodenschichten geführt hat, was bei dem Vorherrschen des Thones im Boden der Salzsteppen eben sehr lange Zeit in Anspruch nimmt.

Die Verschiedenartigkeit des Bodens behindert vielfach die Ausbreitung der Gewächse. Es hat den Anschein, als würde fast jede Pflanzenart ganz strenge an einer bestimmten Bodenart festgehalten, als würde die Anpassungsfähigkeit der Pflanze nicht ausreichen, um einen etwas weitergehenden Uebergang von einer Bodenart auf eine andere zu ermöglichen.

Es gilt aber hier genau dasselbe, was oben von der Beziehung des Klimas zur Pflanze gesagt wurde. Im Experimente gelingt es, die meisten Pflanzen in einem völlig indifferenten Boden aufzuziehen, wenn nur für genügende Feuchtigkeit und für die nöthigen Bodennährstoffe gesorgt ist, ja viele lassen sich in Nährstofflösungen als wahre Wasserpflanzen erziehen. In der

freien Natur bewirkt aber das Princip der Concurrenz, dass auf einer bestimmten Bodenart jene Pflanzen am besten fortkommen, welche den herrschenden Bodeneigenthümlichkeiten am besten angepasst sind; alle anderen Gewächse werden ausgeschlossen, sie gehen im Kampfe um die Existenz unter. Als treffendes Beispiel des Kampfes um den Boden sei an das in einem früheren Abschnitte mitgetheilte Verhalten der *Achillea*-Arten in abwechselnd Kalk und Schiefer führenden Gebieten erinnert (p. 185 ffd.).

Wie es klimatische Spielarten gibt, so kann man auch Bodenvarietäten unterscheiden, für welche die Formen des *Hyoscyamus niger* gute Beispiele bieten. Auf Schutt wird die Pflanze hoch, grossblätterig, drüsenzottig; ihre Blüthen sind tief violett geadert und riechen betäubend. Auf Ackerboden bleibt die Pflanze viel kleiner, die Blätter sind bedeutend reducirt, die Trichombildung erscheint stark unterdrückt, der Geruch ist viel schwächer, die Blüthenfarbe viel matter; die ganze Pflanze macht einen anderen Eindruck. Sie hat sich auf Ackerboden, offenbar infolge geringerer Ernährung durch Nitrate, in die Bodenvarietät *agrestis* umgewandelt.

Einfluss des Menschen auf die Verbreitung der Pflanzen. Zu den in der Jetztzeit thätigen Gewalten, welche die Verbreitung der Gewächse auf der Erdoberfläche beherrschen, gesellt sich als ein nicht geringer Factor der Mensch, durch dessen Culturleistungen die Vegetation, ja selbst das Klima vieler Erdstriche einen total anderen Charakter angenommen hat, dessen Einfluss sich in zahlreichen pflanzengeographischen Thatsachen überall äussert, wo er sich niedergelassen hat, und selbst in den wildwachsenden Pflanzengesellschaften dort zu Tage tritt, wo seine Pfade, Strassen- und Schienenwege ziehen.

Der Einfluss des Menschen auf den Charakter der Pflanzendecke ist theils ein absichtlicher, theils ein unabsichtlicher. Zu den Wirkungen der ersteren Kategorie gehört vor Allem die Umwandlung des Waldes in Ackerland, welche in den Waldgebieten des östlichen und westlichen Continents auf der nördlichen Halbkugel besonders grosse Dimensionen angenommen hat. Die daselbst sich weithin ausdehnenden Ackerflächen sind vorwiegend aus Waldland entstanden, und die besten europäischen Feldböden gingen, wie schon erwähnt, erwiesenermassen aus Eichen- und Buchenwald hervor. Auch aus anderen Baumarten zusammengesetzte Wälder lieferten Ackerböden, stets aber entstehen aus Laubwald wegen

seines Humusreichthums bessere Culturgründe als aus Nadelwald. Ursprüngliche Pflanzenformationen: Wald, natürliche Wiesen etc., wurden in Felder, Plantagen, Weinberge, Gärten, Culturwiesen, Culturwald etc. umgewandelt und haben einen anderen Vegetationscharakter angenommen, wobei Pflanzen aus ihrer Heimat in die entlegensten Gebiete gebracht wurden und nunmehr zum grossen Theil infolge gelungener Acclimatisation in mehr oder minder abgeänderter Form unter Verhältnissen gedeihen, welche von denen ihrer Heimat verschieden sind (klimatische Varietäten der Culturpflanzen). Die Cultur vieler dieser Gewächse reicht in die vorhistorische Zeit hinauf und kennt man gerade von den verbreitetsten derselben die Heimat nicht. Auch durch Trockenlegung von Sümpfen, Teichen, ja selbst des Meeresgrundes (Holland) wurde der Natur neuer Boden für Culturgewächse abgerungen. —

Unabsichtlich hat der Mensch zahlreiche Gewächse in die entlegensten Landstriche übertragen. Durch das Saatgut kamen viele Ackerunkräuter in neue Gebiete. Am bekanntesten ist das mit amerikanischem Getreide nach Europa verschleppte, nach anderen Angaben als Gartenflüchtling [221]) zu betrachtende *Erigeron canadense*, welches nunmehr überall als Ackerunkraut und auch als Ruderalpflanze vorkommt, und zu den wenigen Gewächsen gehört, welche wahre Kosmopoliten geworden sind. Manche seit altersher cultivirte Garten- und Arzneipflanze verwilderte und wurde lange als Bürger unserer Flora gehalten, wie *Artemisia Absinthium*, *Acorus Calamus* und *Aristolochia Clematitis* [222]).

Von gemeinen mitteleuropäischen Pflanzen fremden Ursprungs seien noch genannt *Oenothera biennis*, welche schon im XVII. Jahrhundert aus Nordamerika eingeschleppt wurde, *Amaranthus retroflexus*, eine Acker- und Ruderalpflanze unbekannter Herkunft, welche aber erwiesenermassen erst am Ende des vorigen Jahrhunderts in Frankreich erschien, im Anfange dieses Jahrhunderts zum ersten Male in Deutschland beobachtet wurde, und der aus Vorderasien eingewanderte Stechapfel (*Datura Stramonium*).

Vicia Cracca wurde in Grönland an den längst verlassenen Wohnorten norwegischer Ansiedler beobachtet. *Plantago major*, der nordamerikanischen Flora fremd, ist dort durch Europäer eingeschleppt worden. *Galinsoga parviflora* aus Südamerika, seit 1816 in Europa, Nordamerika und Australien vielfach beobachtet, findet sich in der Umgebung Wiens, reichlicher seit 1873, wo sie

in der Nähe des Weltausstellungsplatzes auftauchte. Aus den Anlagen für Wassergewächse in den botanischen Gärten kam die Wasserpest, *Elodea canadensis*, in den Dreissigerjahren nach Europa und hat sich hier in Flüssen, Teichen, Schiffahrtscanälen und anderen süssen Gewässern zum Theile massenhaft angesiedelt, so z. B. in den Vierzigerjahren bei Berwick on Tweed, wo sie alle Canäle verstopfte.

Durch den Handel mit roher Schafwolle sind, namentlich von den Tuchfabriksstädten aus, viele Klettenpflanzen in neue Gebiete gebracht worden, z. B. *Xanthium spinosum*, welches indess auch durch den Antrieb von Schafen und Borstenvieh von Serbien und Ungarn aus sich reichlich nach Westen verbreitete. Die Wanderung dieser Pflanze lässt sich bis in's Ende des vorigen Jahrhunderts zurückverfolgen. Seit den Fünfzigerjahren ist *Xanthium spinosum* in Mitteleuropa eine gemeine Ruderalpflanze und hat in neuerer Zeit auch im Süden Afrika's, in Nord- und Südamerika festen Fuss gefasst. Mehrfach wird Südamerika als Heimat dieser Pflanze bezeichnet. Nach Ihne's umfassenden Untersuchungen über die Wanderungen des *Xanthium spinosum* ist diese Pflanze nunmehr über alle Erdtheile verbreitet und Südrussland als ihre wahre Heimat zu betrachten [223]).

Am eingehendsten hat sich Watson [224]) mit dem Studium dieser, im Gegensatze zu den Bestandtheilen der einheimischen Flora als verwilderte und verschleppte bezeichneten Pflanzen beschäftigt. Er theilt die durch Cultur unabsichtlich verbreiteten Gewächse nach den Ursachen ihres Auftretens und dem Grade ihrer Naturalisation in folgende Classen ein:

1. Ankömmlinge (*casulas*). Pflanzen, welche in der Nähe von Stapelplätzen, Lagerhäusern, Wollwäschereien und dergleichen Orten auftreten und manchmal durch Massenhaftigkeit des Vorkommens sehr auffällig werden. Die meisten dieser Ankömmlinge verschwinden wieder, einzelne bürgern sich mehr oder minder vollständig ein.

2. Einwanderer (*aliens*). Vollständig naturalisirte Arten, welche sich also wie ursprüngliche oder einheimische (indigene) Pflanzen verhalten, z. B. *Erigeron canadense*, *Amaranthus retroflexus*, *Elodea canadensis* etc. Der verwilderte Cactus des Mittelmeergebietes (*Opuntia Ficus indica*) ist ein südamerikanischer Einwanderer etc.

3. Ansiedler (*colonists*). Dazu gehören vornehmlich die den Culturpflanzen als Begleiter (Unkräuter, Schmarotzer) anhängenden

Gewächse, überhaupt alle jene Pflanzen, welche dem Colonisten folgen und die wieder verschwinden würden, wenn er seine Culturen einzöge. *Lepidium sativum* begleitet den Flachs[225]), *Fagopyrum tataricum* den Buchweizen, *Cyperus difformis* und *Najas graminea* folgen vielfach dem Reis etc.

4. Halbbürger (*denizens*). Das sind naturalisirte Arten, deren Heimat sich nicht sicher nachweisen lässt, z. B. *Aristolochia Clematitis*, *Artemisia Absinthium* etc.

Einfluss geologischer Umgestaltungen auf die Verbreitung der Pflanzen. Es wurde schon erwähnt, dass die Gebirge und das Meer der Verbreitung vieler Pflanzen eine Grenze setzten. Die Bodenplastik ist nicht immer dieselbe gewesen; infolge dessen hat auch die Vertheilung der Meere sich geändert. In früheren geologischen Epochen war England mit Frankreich und dem nordwestlichen Deutschland verbunden, die derzeitigen asiatischen Tiefländer von Meer bedeckt u. s. w. Da den ehemals bestandenen Verbindungen, beziehungsweise Trennungen der Landmassen dieselbe Bedeutung für die Ausbreitung der Pflanzen zukamen, welche wir heute unter analogen Verhältnissen wahrnehmen, und da viele Arten der damaligen Flora auch noch heutzutage auftreten, so ist einzusehen, dass die ehemalige Configuration der Erdoberfläche noch in der herrschenden Vegetation nachwirkt.

Diese in pflanzengeographischer Beziehung höchst wichtigen Beziehungen hat zuerst Forbes[226]) an der Hand der englischen Flora nachgewiesen. Er zeigte, dass die Verbreitungsbezirke der englischen Pflanzen zum grossen Theile bis in's nordwestliche Deutschland, nach Frankreich und Irland, zum Theile in viel entlegenere Erdgebiete reichen, welche früher gleichfalls mit England zusammenhingen.

Unter diesem Gesichtspunkte wurde die Verbreitung der Pflanzen auch von anderen Forschern betrachtet, und es konnten so zahlreiche, bis dahin unverstanden gebliebene pflanzengeographische Thatsachen erklärt werden. So wurde beispielsweise constatirt, dass die Verbreitung der *Vicia ochroleuca* über Algier, Sicilien, Italien und Dalmatien auf den ehemaligen Zusammenhang dieser Erdgebiete zurückzuführen ist[227]).

Von nicht minder grossem Einfluss auf den geographischen Charakter der Pflanzendecke sind die klimatischen Aenderungen in den geologischen Epochen. In der Kreidezeit bedeckten, wie

auf Grund der paläontologischen Befunde angenommen wird, eine homogene Vegetation die ganze Erde. In der Miocänperiode der Tertiärzeit reichten nach der herrschenden Meinung die gemässigten Erdgebiete in die Polarländer, und jene Erdgürtel, die wir heute als gemässigte bezeichnen, waren von einer tropischen Vegetation belebt*). Am Ende der Tertiärperiode trat eine starke Abkühlung der Erde ein, es folgte im Beginne der Diluvialperiode die als Eiszeit**) bekannte Erdepoche, in welcher das Klima Mitteleuropa's dem der gegenwärtigen arktischen Zone glich. Fossile Pflanzenreste der Glacialzeit sind mehrfach, besonders von Nathorst nachgewiesen worden. Aber auch die heutige Flora bewahrt noch Reste der damaligen Pflanzenwelt. Die alpinen Gewächse gingen zur Eiszeit tief in die Thäler hinab, und solche Gewächse haben sich an einzelnen Standorten erhalten, so z. B. *Rhododendron ferrugineum* auf dem Schwendimoos bei Kisslegg in Oberschwaben [228]), *Gentiana Clusii* und *Pinguicula alpina* in Mooren Oberbayerns [229]), *Draba aizoides* und *Achillea Clavennae* bei Baden in Niederösterreich in der niederen Bergregion [230]).

Einfluss der Entwicklung der Pflanzenwelt auf ihre derzeitige Verbreitung. Wie schon erwähnt, wurde dieser mächtige Einfluss, ohne dessen Kenntniss die heute herrschenden pflanzengeographischen Verhältnisse nicht zu ver-

*) Die unter den Phytopaläontologen und Pflanzengeographen herrschende Anschauung, dass bis zur Kreidezeit eine homogene Vegetation auf der Erdoberfläche geherrscht haben soll, lässt sich mit den Wärmeverhältnissen der Erdoberfläche, welche aus der Lage der Erde zur Sonne resultiren und im solaren Klima (p. 204) zum Ausdrucke kommen, nicht wohl in Einklang bringen; es sprechen indess gegen die Richtigkeit der herrschenden Ansichten auch bezüglich der tertiären Flora mehrere neuere paläontologische Befunde (vergl. Cap. IV).

**) Welche Ursachen der Eiszeit und dem Klimawechsel überhaupt zu Grunde liegen, ist noch nicht aufgeklärt. Von einer Seite werden dieselben auf tellurische Verhältnisse zurückgeführt (Lyell u. A.), von der anderen auf kosmische. Es hat namentlich die Hypothese von J. Croll („*On the Physical Cause of the Change of Climate during Geological Epoches*", „Phil. Magazin" 1864 und „*Climate and Time*" 1875), demzufolge die Veränderungen in der Excentricität der Erdbahn und die veränderliche Lage der Aequinoctialpunkte die Ursachen des Klimawechsels bilden sollen, vielen Beifall gefunden. Neuestens sind aber gegen Croll's Auffassung sehr gewichtige Bedenken laut geworden, und es scheint, als würde die Annahme, dass die Lage der Pole im Laufe der Zeiten eine Veränderung erfahren habe, mit den Thatsachen der Geologie und Paläontologie mehr im Einklange stehen (vergl. hierüber die im IV. Cap. citirten Abhandlungen von Neumayr und Nathorst).

stehen wären, von **Unger**[231]) erkannt. Später haben Alph. De **Candolle**[232]), ganz besonders aber **Engler**[233]) unsere diesbezüglichen Kenntnisse auf Grund der paläontologischen Befunde von **Heer**[234]), **Saporta**, **Ettingshausen** u. A. sehr bereichert.

Es soll zunächst an einigen auffallenden Beispielen die Bedeutung der paläontologischen Funde für die Erklärung der heutigen Flora dargelegt werden.

Taxodium distichum ist derzeit auf Virginien beschränkt; fossil wurde es von **Heer** u. A. in tertiären Schichten Mitteleuropa's, Asiens und Nordamerika's gefunden. Daraus geht hervor, dass diese Pflanze in der Tertiärzeit sehr weit verbreitet war und die virginische Pflanze nur einen Rest aus einer älteren Erdperiode repräsentirt.

Gegenwärtig kennt man nur zwei Species der Gattung *Sequoia*; dieselben gehen über das californische Gebiet nicht hinaus. Nun wurden aber von **Heer** 24 fossile Species dieser Gattung, darunter 14 tertiäre, nachgewiesen, welche in den verschiedensten Gebieten Europa's, Nordamerika's und Asiens gefunden wurden. Auf diese vorweltlichen Species sind offenbar die noch lebenden zurückzuführen, die, obgleich heute auf Californien beschränkt, doch gewiss nicht dort entstanden sind.

Aehnlich so verhält es sich mit der derzeit auf das gemässigte China und Japan beschränkten *Salisburya adianthifolia*, welche heute den einzigen Repräsentanten dieser Gattung bildet, während im Tertiär vier Species und noch mehr Verwandte in älteren Perioden gefunden wurden, die heute gänzlich fehlen. Man wird auch aus dieser Thatsache den Schluss zu ziehen berechtigt sein, dass die Stammeltern der *Salisburya adianthifolia* einer früheren Erdperiode angehörten. Auch Edelkastanie und Rothbuche hatten im Tertiär ihre nächsten Verwandten, also wohl ihre Stammeltern. Einige fossile *Castanea*- und *Fagus*-Arten sind von den heutigen nur schwer zu unterscheiden.

Aus den paläontologischen Befunden hat man, wie schon bemerkt, abgeleitet, dass die heutige Flora der Erde sich allmälig aus jener früherer Perioden hervorgebildet hat. In der Primär- und Secundärzeit, also bis in den Jura und in die Kreide hinauf soll die Pflanzendecke eine ganz homogene gewesen sein, welche in Coniferen und Farnen ihre höchste Ausbildungsstufe erreichte. Erst in der Tertiärzeit soll sich die Erdflora in eine tropische

Zone und in zwei anschliessende gemässigte Gebiete gesondert haben, welche in die heutigen Polarländer hinaufreichten *). Die Reste der damaligen Tropenflora, besonders Palmen, sind heute noch in England, Hessen, Böhmen etc. zu treffen und fossile Laub- und Nadelhölzer wurden selbst noch im 81° nördl. Br. beobachtet.

Nach der Umwandlung des warmen Klima's der mittleren Tertiärzeit in ein mehr gemässigtes trat wie schon erwähnt im Beginne der Quartärperiode (Diluvialzeit) die Eiszeit ein, welche ein schnee- und regenreiches Klima und eine weitreichende Vergletscherung zur Folge hatte. Die Polargrenzen der Tropenflora rückten weit gegen den Aequator zu, hingegen war der Entwicklung der auf ein gemässigtes und kaltes Klima angewiesenen Pflanzen ein grösserer Spielraum gegeben. Dass Reste der Glacialzeit sich in tieferen Lagen bis auf den heutigen Tag erhalten haben, wurde schon oben angegeben. Aber auch viel anschaulichere Nachwirkungen der Glacialperiode prägen sich noch in unserer heutigen Vegetation aus. Viele charakteristische Bestandtheile der Mittelmeerflora, wie Johannisbrotbaum, Oleander, Myrte u. a., sind nämlich diesem Gebiete nicht ursprünglich eigenthümlich, sondern entstammen dem tropischen und subtropischen Gebiete, erhielten sich aber während der Eiszeit so weit nördlich, indess andere, gegen Kälte empfindliche Tropenpflanzen wie die Palmen **), fast ganz auf ihre heutige Heimat zurückgedrängt wurden.

Viel reichlicher als in Europa finden sich directe Abkömmlinge der Tertiärzeit gegenwärtig in Nordamerika, besonders im östlichen Gebiete, und auch in Ostasien. So sind die im Tertiär vertretenen Gattungen *Liriodendron*, *Liquidambar*, *Sassafras*, *Vitis*,

---

*) Ob die erste Entstehung der Vegetation auf der ganzen Erdoberfläche stattgefunden hat, oder an bevorzugten Punkten derselben, ist natürlich eine ungelöste Frage. Die Ansicht Penck's, dass, gleichwie die Trennung der klimatischen Zonen an den Polen sich zuerst einstellte und von hier aus die klimatischen Gürtel sich radiär verbreiteten, auch die Floren von diesen Punkten ihren Ausgang genommen haben, verdient umsomehr Beachtung, als sie in den paläontologischen und pflanzengeographischen Untersuchungen von Asa Gray, Heer und Engler manche Stütze findet. (A. Penck, „Die erdgeschichtliche Bedeutung der Südpolarforschung". Verhandlungen des fünften deutschen Geographentages zu Hamburg. Berlin 1885. Engler, „Botanische Jahrbücher", I, p. 418.)

**) Nur *Chamaerops humilis* hat sich von den Palmen noch im Mediterrangebiete erhalten.

Magnolia, *Aralia* und *Nyssa* nicht mehr in Europa, wohl aber im Nordosten Amerika's in nahe verwandten, vielleicht zum Theile sogar gleichen Arten lebend zu finden. Es hat sich eben die Flora des östlichen Nordamerika und Ostasiens von der Tertiärzeit an bis auf den heutigen Tag viel weniger geändert, als die europäische Flora, eine Thatsache, welche eine genügende Erklärung noch nicht gefunden hat[235]).

II. Capitel.

Vegetationsformen und Vegetationsformationen.

Vegetationsformen (Geographische Charakterpflanzen). Wie durch Klima und Bodengestalt, so sind die einzelnen Erdgebiete auch durch das specifische Gepräge ihrer Pflanzendecke charakterisirt. Schon im Beginne der pflanzengeographischen Forschung hat man die den Charakter der Gegend bestimmenden Pflanzen und Pflanzengesellschaften festzustellen gesucht; so entstand jener Theil der Pflanzengeographie, den man als Physiognomik (A. v. Humboldt) bezeichnet hat. Während es sich damals vornehmlich darum handelte, naturgetreue Landschaftsgemälde der Erdgebiete zu gewinnen, zielt die Forschung heute hauptsächlich darauf ab, die Zusammensetzung zwischen Klima und Boden einerseits und der Pflanzen und der Vegetation andererseits, mit anderen Worten die Anpassung der Pflanzen und Pflanzendecke an Klima und Standort aufzuklären, und zwar hauptsächlich an der Hand geographischer Charakterpflanzen und specifischer Pflanzengesellschaften.

Als geographische Charakterpflanzen eignen sich am meisten jene typischen Pflanzenformen, deren Gestaltung und innere Organisation sich mit voller Deutlichkeit als Anpassungen an Klima und Boden zu erkennen geben.

Derartige biologische Typen werden als Vegetationsformen bezeichnet. Dieselben bieten häufig eine Annäherung an einen systematischen Typus dar, z. B. die Mimosenform, zu welcher seit A. v. Humboldt auch noch *Gleditschia*, *Tamarindus* und *Porliera* gerechnet werden. Seltener deckt sich in den Vegetationsformen der biologische Typus vollständig mit dem systematischen, z. B. bei der Grasbaum-, Farnbaum-, Proteaceenform etc. Es können aber auch systematisch ganz heterogene Pflanzen unter

dem Bilde einer bestimmten Vegetationsform erscheinen, z. B. Cactus und die cactusartigen Euphorbien.

In der nachfolgenden Zusammenstellung der Vegetationsformen [236]) sind die biologisch-systematischen Typen zum Unterschiede von den blos biologischen Typen gesperrt gedruckt.

I. Bäume.
  1. Schopfbäume (Stamm unverzweigt oder spärlich verästelt): Palmenform, Pandaneen, Farnbäume, Grasbäume (*Xantorrhoea*);
  2. Wipfelbäume (Stamm stets reichverzweigt):
    a) Immergrüne: Mimosenform, Proteaceen, Oliven, Eucalyptus, Lorbeerform, Nadelbäume (*Abietineen*) und Cypressen (*Cupressineen*),
    b) Sommergrüne: Buchen, Weiden, Eschen, Linden etc.;
  3. Baumgräser: Bambusen;
  4. Regengrüne Bäume (s. unten, p. 234).

II. Sträucher.
  1. Immergrüne: Myrtenform, Oleander, Proteaceen;
  2. Sommergrüne: Strauchformen der Laubbäume (Weidenbüsche, Erlenbüsche etc.);
  3. Klimmsträucher: Lianen (holzige Schlinggewächse mit netznervigen Blättern), Rotang (klimmende Calamus-Arten);
  4. Ausgesprochene Xerophyten:
    a) Dornsträucher,
    b) Spartiumform (Sträucher ohne Laub oder mit unterdrückter Belaubung),
    c) Casuarinen,
    d) Proteaceen (Strauchform).

III. Halbsträucher.
  1. Immergrüne: Eriken;
  2. Sommergrüne: Heidelbeeren.

IV. Krautige Gewächse.
  1. Ephemere, Annuelle und Bienne;
  2. Stauden:
    a) Stauden *sensu stricto* (die meisten unserer Umbelliferen, Compositen, Ranunculaceen etc.,
    b) hygrophytische: Wiesengräser, Rohrgräser, Cyperaceenform, Farnkräuter,

c) xerophytische: Steppengräser, Savannengräser (Rasen von hohem Wuchse), Zwiebel- und Knollengewächse (zum Theile);

4. Baumkräuter: Pisang;
5. Moose.

V. Succulente:

Chenopodeenform (Kräuter mit succulenten Blättern), Cactusform (blattlose Succulente: *Cacteen* und cactusartige Euphorbien), Agavenform (Laubrosetten ohne Stamm).

VI. Aërophyten.

Atmosphärische Bromelien, Aroiden und Orchideen.

VII. Hydrophyten.

1. Süsswasserpflanzen, darunter Phanerogamen und Algen;
2. Meerespflanzen:
   a) die sogenannten Seegräser (s. p. 82),
   b) Tange.

VIII. Flechten.

Erd-, Stein-, Baumflechten.

IX. Saprophyten.

Pilze, zum Theile; Neottiaform, Rhinanthusform.

X. Parasiten.

1. Grüne: Loranthusform (*Loranthus*, *Viscum*),
2. Nichtgrüne:
   a) Pilze zum Theile,
   b) Orobancheform.

Vegetationsformationen. Die Hauptmasse der die Erdoberfläche bewohnenden Pflanzen erscheint uns zu natürlichen Gesellschaften vereinigt, welche vielfach, wie z. B. Wald, Wiese, Haide, das Landschaftsbild der Erdgebiete beherrschen. Diese charakteristischen Vereinigungen von Gewächsen werden als Vegetationsformationen (Pflanzengesellschaften) bezeichnet. Schon im Entstehen der Pflanzengeographie hat man auf diese Formationen geachtet, aber hauptsächlich deshalb, um die verschiedenen Landstriche möglichst anschaulich zu charakterisiren. Die neue Disciplin stand damals in erster Linie im Dienste der Erdbeschreibung. Seitdem aber die Pflanzengeographie eine streng wissenschaftliche Durcharbeitung von botanischer Seite erfahren hat, werden die Pflanzenformationen mehr um ihrer selbst willen studirt. Es handelt sich nunmehr hauptsächlich darum, die Ent-

stehung dieser Formationen, ihre Beziehung zu Klima und Boden, endlich ihre Zusammensetzung mit Rücksicht auf die Lebensweise und auf die Concurrenz der sie constituirenden Pflanzenarten kennen zu lernen.

Vor allen sind es Moose, Erdflechten, Gräser, Sträucher und Bäume, welche zu solchen Vegetationsformationen sich vereinigen.

In den noch uncultivirten Landstrecken treten uns die Pflanzengesellschaften in den ausgeprägtesten Formen entgegen; dort, wo die Cultur vordrang, nehmen sie vielfach einen anderen Charakter an: der Urwald, die natürliche Wiese wurden zu cultivirtem Wald, zur Culturwiese; es entstehen die vom Menschen geschaffenen, an die ursprünglichen Vegetationsformationen kaum mehr gemahnenden Formen: Feld, Garten, Plantage, Weinberg etc.

Im Nachfolgenden sollen die wichtigsten natürlichen Vegetationsformationen in Kürze geschildert werden [237]).

1. Die Tundra- oder Moossteppe nimmt im hohen Norden, besonders im nordöstlichen Europa und nördlichen Sibirien, weite Länderstrecken ein. Zur Vegetationszeit sind die obersten Bodenschichten aufgethaut, die tieferen aber bleiben fortwährend fest gefroren. Die Temperaturen der Medien, welche die dort vorkommenden Pflanzen aufnehmen, bewegen sich in geringer Abwechslung um den Gefrierpunkt. Man unterscheidet die trockene Tundra, welche von Flechten, und die nasse Tundra, welche von Moosen bewohnt ist. Die trockene Tundra erscheint von einem dichten krustenförmigen Ueberzuge von Erdflechten überzogen, unter welchen namentlich das Rennthiermoos (*Cladonia rangiferina*) vorherrscht. Nebenher treten besonders *Evernia*- und *Cetraria*-Arten auf. Die nasse Tundra wird nur von Laubmoosen bedeckt, welche einen mehr oder minder dicht geschlossenen niederen Rasen von meist brauner Farbe (*Polytrichum*) bildet. Von anderen Moosen kommen noch besonders Arten von Dicranum und Sphagnum vor. Auf mancher Tundra sind die Temperaturverhältnisse des Bodens und der Luft zu ungünstig, um selbst dieser spärlichen oberflächlich oder nur seicht wurzelnden Vegetation eine Wohnstätte bieten zu können. In wärmeren Lagen, namentlich gegen Süden zu, reicht die aufthauende Bodenschichte tiefer, es gesellen sich zu den genannten Gewächsen auch tieferwurzelnde, nämlich ausdauernde Stauden, ferner sich bestockende Gräser, und es geht die Tundra allmälig, je nach dem Wassergehalt des Bodens, in Wiese- oder Seggensumpf über.

2. Zu der Grasvegetationsformation gehören vor Allem die Wiese, die Savanne (oder Savane) und die Grassteppe.

Die Wiese bildet eine der gemässigten Zone vorzugsweise angehörige Pflanzenformation. Das Zustandekommen derselben beruht auf dem geselligen Vorkommen von rasenbildenden Gramineen, welche die Erdfläche dicht bedecken und trotz zahlreicher, erst im blühenden Zustande augenfällig werdender Staudengewächse, dominiren. Die Wiese folgt hauptsächlich dem Laufe der Gewässer und erfüllt vornehmlich die Gründe der Flussthäler. Das Grundwasser kommt der Wiesenvegetation ebenso zugute, wie die besonders im Vorfrühlinge oft die Ufer überfluthenden Wassermassen.

Je gleichmässiger der Wiesengrund durchfeuchtet ist und je günstiger die Ernährungsverhältnisse auf demselben sich gestalten, desto üppiger und einheitlicher wird der Graswuchs. Auf künstlich berieselten, gut cultivirten Wiesen finden sich nur wenige Gramineenspecies, nach Grisebach im Lünneburgischen gar nur eine dominirende Grasart (*Anthoxanthum*), während sonst die Zahl der Gräser auf dreissig steigen kann. Dazwischen treten mehr oder minder reichlich Stauden, besonders Compositen und Umbelliferen auf.

Wo das Wasser stagnirt, tritt die Gramineenvegetation zurück und nehmen Cyperaceen überhand. Beschattung und geringe Bodenernährung ändern gleichfalls die Vegetation, indem namentlich hoch aufschiessende Gräser, welche keine oder nur geringe Neigung zur Rasenbildung haben, auftreten.

Die wichtigsten unserer Wiesengräser sind: *Phleum pratense, Alopecurus pratensis, Agrostis alba* und *vulgaris, Holcus lanatus, Anthoxanthum odoratum, Avena flavescens* und *elatior, Briza media, Dactylis glomerata, Poa trivialis, pratensis, compressa* und *palustris, Festuca elatior, Bromus racemosus* und *Lolium perenne.*

Von Cyperaceen sind besonders hervorzuheben: *Scirpus palustris, compressus, maritimus* und *Carex glauca, palescens, disticha, vulpina, muricata, caespitosa.*

Von staudenartigen Charakterpflanzen der Wiesen seien genannt: Umbelliferen (*Carum Carvi, Pastinaca sativa, Pimpinella magna, Daucus Carota*); Compositen (*Achillea Millefolium, Bellis perennis, Chrysanthemum Leucanthemum, Senecio, Cirsium, Taraxacum, Tragopogon, Crepis, Hiraceum*); von Papilionaceen: *Trifolium, Vicia, Lotus corniculatus;* von Ranunculaceen: *Ranunculus* und *Trollius;* von Labiaten: *Salvia pratensis, Mentha* und *Ajuga.*

3. Die Savanne. In den Niederungen der warmen und heissen Länder, wo zeitweilig der Boden durchfeuchtet und die Luft reich an Wasserdampf ist, breitet sich eine eigenthümliche, hauptsächlich durch Gräser charakterisirte Vegetation aus, welche in der trockenen Periode, der sie regelmässig ausgesetzt ist, nicht zu Grunde geht. Die Gräser erreichen beträchtliche Höhe (manche Arten werden 2 *m* hoch und darüber), aber der Boden ist gewöhnlich nicht dicht mit Graswuchs bedeckt, weist vielmehr leere Stellen auf, auf denen eine spärliche Baum- und Staudenvegetation auftritt. Es gibt aber auch sehr grasreiche Savannen, z. B. im Sudan, wo der Graswuchs jede andere Vegetation überwuchert, während in anderen Gebieten ein grösserer Baumreichthum sich entfaltet. In einzelnen indischen Savannengebieten steigert sich die Baumvegetation bis zum Zustandekommen kleiner Waldinseln.

Es ist aus dem wechselnden Verhältniss von Baum- und Grasvegetation in manchen Savannen die Wahrscheinlichkeit abgeleitet worden, dass in vielen Vegetationsgebieten eine seculäre Umwandlung der Savannen in Wald und umgekehrt stattfindet [238]).

Im Graswuchs der afrikanischen und asiatischen Savannen herrschen die Gramineen, während in vielen amerikanischen eine theilweise Substitution derselben durch Cyperaceen (besonders durch *Kylingia*) stattfindet.

4. Die Grassteppe ist unter den aus Gräsern zusammengesetzten Vegetationsformen die grasärmste. Die Bestockung der Grasarten ist eine minder reiche, als auf den Wiesen und den Savannen und einerseits wegen der Trockenheit des humusarmen Steppenbodens, andererseits wegen der nur durch kurze Zeit währenden trocken-heissen Vegetationszeit der Graswuchs sehr eingeschränkt, oft nur auf ein Drittel der Bodenfläche beschränkt (s. auch unten bei Steppen).

5. Die Wälder. Zu beiden Seiten des Aequators bis zur arktischen und antarktischen Zone treten Holzgewächse in Baumform auf, welche in vielen Theilen dieses ausgedehnten Erdgebietes zu Wäldern vereinigt sind.

Je nach der Zusammensetzung derselben hat man zunächst sommer- und immergrüne Wälder zu unterscheiden. Erstere sind bei uns durch Laubwälder, letztere durch die Nadelwälder repräsentirt. In wärmeren Gebieten, namentlich in den feuchten Tropen-

wäldern ist hingegen der immergrüne Laubbaum eine gewöhnliche Erscheinung.

Die Wälder bilden, je nach ihrer Zusammensetzung, zahlreiche Unterformen, wie das sumpfige, mit stachlichen Palmlianen reich durchsetzte indische Walddickicht (Dschungeln, Jungeln), die regengrünen Savannenwälder Brasiliens (s. oben, p. 229).

Die Wälder der gemässigten Zone des östlichen Continents, welche hier eine eingehendere Besprechung finden sollen, wichen im westlichen Theile stark dem Ackerbau, während sie in Osteuropa und besonders im gemässigten Asien noch wenig angetastet wurden.

Die ursprüngliche Form des Waldes ist der Urwald, der durch eine sehr gemischte Vegetation ausgezeichnet ist. Durch Cultur entsteht der, eine viel homogenere Vegetation aufweisende Forst, welcher in Hoch- und Niederwald unterschieden wird, je nachdem die Erhaltung durch Samen erfolgt und die Umtriebszeit eine lange ist, oder bei kurzer Umtriebszeit die Vegetation durch Stockausschlag geschieht. Der Nadelwald lässt sich durch Stockausschlag nicht regeneriren. Die Hauptmasse der europäischen Wälder sind Forste. Der Urwald erhielt sich nur in einzelnen Gebirgsländern, besonders in den Karpathen.

Die wichtigsten klimatischen Bedingungen des Baumlebens sind eine nicht zu kurze Vegetationsdauer und eine Sommerwärme, welche die der arktischen Gebiete übersteigt. Die kürzeste Vegetationsdauer — etwa drei Monate — haben die hochnordischen Bäume. Die lange anwährende Insolation während der Sommerszeit compensirt hier theilweise die Kürze der Vegetationsdauer. Im alpinen Gebiete sinkt an der Baumgrenze die Vegetationszeit der Bäume gleichfalls auf drei Monate, im Seeklima kann sie sich bis auf acht Monate erheben. Der Holzzuwachs der europäischen Bäume währt im Mittel vier Monate. Die zur Baumvegetation erforderliche mittlere Temperatur der Vegetationszeit dürfte nicht unter 8° gelegen sein.

Man hat zunächst zwischen Nadel- und Laubwald zu unterscheiden. Der erstere reicht weiter nach Norden als der letztere, da die in dem zu charakterisirenden Gebiete auftretenden Coniferen mit einer kurzen Vegetationszeit und im grossen Ganzen mit einer niedrigeren Temperatur das Auslangen treffen. Die gewöhnlichen Coniferen mit ausdauernden Nadeln sind gegen die

im Herbste ihr Laub abwerfenden Laubbäume im Vortheil, da bei ersteren die Assimilation sofort beginnen kann, wenn die äusseren Bedingungen dazu vorhanden sind, während der Laubbaum sich erst sein Assimilationsorgan schaffen muss.

Der Laubwald beherbergt unter dem Laubdache der Bäume mehrere Vegetationsschichten: das aus Sträuchern zusammengesetzte Unterholz, die krautige, zum geringen Theile aus annuellen und biennen Kräutern, zum grösseren Theile aus Stauden bestehende Vegetation, und häufig auch noch ein aus Moos oder Flechten, oder beiden bestehende niederste Schichte. Endlich ist auch noch eine unterirdische Vegetationsschichte häufig zu constatiren, welche aus bestimmten Pilzen (*Tuber*, *Elaphomyces* etc.) besteht (s. oben bei Wurzelsymbiose, p. 94).

Der Nadelwald erscheint zumeist in einfacher Gliederung, namentlich dort, wo er als geschlossener Bestand auftritt. Gegen die Baumgrenze zu tritt am Boden ein an die trockene Tundra erinnernde Schichte weisser Flechten, oder auch ein aus Birken, Weiden und Erlen (*Alnus fruticosa*) bestehendes, von niederen *Vaccinium*-Büschen begleitetes Unterholz auf.

In Norddeutschland drängt der Nadelwald stellenweise den Laubwald zurück. Im Seeländer Waldmoor kämpft die Buche mit der Birke: die erstere ist im siegreichen Fortschreiten begriffen, was seinen Hauptgrund wohl in einer seculären Hebung der Temperatur, hervorgerufen durch Entwaldung in den Nachbargebieten, haben dürfte[389]).

Der gewöhnlich grossen Einheitlichkeit im Baumbestande der Wälder steht die grosse Mannigfaltigkeit des Unterholzes, namentlich aber der niederen Vegetation gegenüber. Der Hauptgrund hiefür ist wohl hauptsächlich in den im Walde ungemein abgestuften Beleuchtungsverhältnissen zu suchen; die wechselnde Beschaffenheit der oberen Bodenschichte des Waldes — humusreiche, humusarme und steinige Partien wechseln oft miteinander ab — ist dabei gewiss aber auch von Bedeutung.

Fast alle belaubten Holzgewächse unserer Wälder können sowohl als Bäume wie als Unterholz auftreten.

Die wichtigsten Nadelbäume unserer Waldgebiete sind Föhren (*Pinus silvestris* und *Laricio*), Tanne, Fichte und Eibe. Als Unterholz tritt von Coniferen nur *Juniperus communis* auf.

Als Laubbäume herrschen vor: Eichen (*Quercus pedunculata*, *sessiliflora* und *Cerris*), Buche, Ahorn (*Acer pseudoplatanus*

und *platanoides*), Kirsche, Birnbaum, Hainbuche, Esche und Eberesche.

Als Bäume und Unterholz kommen am häufigsten vor: Weissdorn, *Sorbus torminalis* und *Aria, Prunus Padus*, Weiden (besonders *Salix caprea*), Erle, Ulme, Linde (*Tilia parvifolia* und *grandifolia*) und Ahorn (*Acer campestre*).

Nur als Unterholz kommen als die häufigsten vor: Hasel, Berberitze, Waldrebe (*Clematis Vitalba*), *Evonymus europaeus, verrucosus* und *latifolius, Cornus mas* und *sanguinea, Rhamnus cathartica* und *frangula.*

Eine Abhängigkeit der untersten Vegetationsschichten des Waldes von den Baumarten des Waldes ist in einzelnen Fällen beobachtet worden. So kömmt der Waldmeister constant in Buchenwäldern, die Trüffel in Buchen- und Eichenwäldern vor [240]).

6. Die Parklandschaft. Im Gebiete des Amur nimmt die Vegetation von Natur aus den Charakter eines Parkes an: über einer üppigen Grasdecke des Bodens erheben sich zu vielgestaltigen Gruppen vereinigte Gesträuche und Bäume. Aus dem meist hochaufschiessenden Rasen treten riesige Kräuter und Stauden hervor, darunter *Spiraea camtschatica, Heracleum-* und Nesselarten, die eine Höhe von 3 bis 5 *m* erreichen. Reichliche Durchfeuchtung des Bodens durch das Grundwasser der Flüsse und durch periodisches Austreten des Flusswassers in Verbindung mit den günstigen klimatischen Verhältnissen ermöglichen diese üppige Vegetationsformation.

Zwischen der Parklandschaft und der tropischen Savanne besteht im Vegetationscharakter eine beträchtliche, mehrfach hervorgehobene Aehnlichkeit. Die gleichfalls reichliche Durchfeuchtung des Savannenbodens erfolgt aber nicht durch Grund- und Ueberlaufwasser, sondern durch atmosphärische Niederschläge.

7. Die Steppen sind in erster Linie durch langandauernde Sommerdürre charakterisirt, welche das Leben der annuellen Pflanzen vernichtet und das der ausdauernden Gewächse (Stauden, Knollen- und Zwiebelgewächse) zum Stillstande bringt. Nur Xerophyten mit sehr kurzer Vegetationsperiode können auf der Steppe fortkommen. Bäume fehlen in diesen Vegetationsformationen fast gänzlich. Nicht nur die Regenarmuth, sondern die Niederschlagsverhältnisse überhaupt verursachen die der Baumvegetation geradezu feindliche Trockenheit des Bodens. Die stärksten Niederschläge der asiatischen Steppen fallen als rasch ablaufende

Gewitterregen in die heisseste Zeit und verleihen dem Boden deshalb nur wenig Feuchtigkeit. Herbstregen sind spärlich und infolge der gewaltigen Schneestürme ist auch eine reichliche Schneeansammlung nicht möglich [241]).

Die Steppen nehmen etwa den vierten Theil des Festlandes ein. Unter den verschiedensten Himmelsstrichen gelegen, ist ihr Florencharakter ein sehr verschiedenartiger, aber ihr Vegetationstypus ein viel einheitlicherer. Die Steppe geht einerseits in die Wiese und in baumbewachsenes Grasland, andererseits in die Wüste über, welche nur dort, wo zeitweise Regen niederfällt, eine Vegetation überhaupt hervorbringt. Manche Wüstengebiete werden als völlig regenlos bezeichnet. Thatsächlich wurde constatirt, dass in einzelnen Steppengebieten in manchen Perioden durch 20 Monate gar kein atmosphärischer Niederschlag sich einstellte [242]).

Es lassen sich drei Haupttypen dieser Vegetationsformation unterscheiden: die schon früher (p. 233) erwähnte Gras-, ferner die Sand- und die Salzsteppe*).

Die Grassteppe breitet sich namentlich im südlichen Russland aus. Unter den Steppenformen ist sie die relativ fruchtbarste. Ihr Boden enthält doch etwas Humus, während die Sand- und Salzsteppe fast humusfrei sind. Die Grasvegetation herrscht vor; niemals aber bedeckt der Graswuchs den Boden vollständig, wie auf den Wiesen. Häufig nimmt der Graswuchs nur ein Drittel der Bodenfläche ein; der übrige Boden ist nackt oder von zarten, nicht rasenbildenden Gräsern (*Festuca ovina* u. a), Kräutern und Stauden (häufig *Medicago falcata, Thymus*) streckenweise besetzt. Das charakteristische Element der Grassteppe ist die Thyrsa, worunter man in Südrussland hochaufschiessende, reichlich bestockte, ausdauernde Gräser (vor Allem *Stipa*-Arten) versteht, welche weder dem Froste noch der Sommerdürre erliegen, und nur eine kurze, drei bis vier Monate währende Vegetation haben. Die Sommerdürre zerstört die ganze krautige Vegetation, welche im Frühlinge die Grassteppe einigermassen belebt. Die ausdauernden Steppenpflanzen müssen lange andauernde Dürre ertragen können.

---

*) In einzelnen Steppen (z. B. im Iran'schen Steppengebiete) tritt eine aus Stauden oder Gestrüpp bestehende Vegetation (Stauden- und Gestrüppsteppe, welche letztere als Uebergang zu den Maquis aufgefasst werden kann) in den Vordergrund.

Die Sandsteppe ist fast humuslos, in ihr ist kein trinkbares Wasser mehr zu finden, sie bringt keine Weidepflanzen hervor, ernährt überhaupt nur eine ärmliche Vegetation. Sie geht in einigen Erdgebieten in die Wüste über, wo der Grund felsig, verwandelt sie sich in die Felswüste.

Grosse Strecken der asiatischen und anderen Steppen sind durch einen thonreichen Boden ausgezeichnet, welcher die vorhandenen Salze nur sehr langsam durchlässt. (S. oben, p. 220.) In derartigen Steppengebieten — Salzsteppen — nimmt die Vegetation einen specifischen Charakter an.

Das häufige Auftreten von Chlornatrium und anderen Natriumverbindungen hat zu der Ansicht geführt, dass die Salzsteppen durchaus ehemaliger Meeresgrund wären. Allein es ist später die Irrthümlichkeit dieser Ansicht von v. Richthofen u. A.[243]) nachgewiesen worden. Manche Salzsteppen sind allerdings ehemaliger Meeresgrund, andere haben einen localen Ursprung, indem in den thonhaltigen Becken sich Salze ansammeln, welche durch das Wasser aus dem Gestein der benachbarten Gebirge zugeführt wurden. Neben Natronsalzen führen die Salzsteppen noch andere Verbindungen, namentlich lösliche Magnesiasalze. „Es lässt sich,“ sagt v. Richthofen mit Rücksicht auf derartige Salzsteppen, „von vornherein erwarten, dass der Charakter der Salze je nach den Gesteinen wechseln wird, welche in der Umgebung jedes einzelnen Beckens herrschen.“ Auch andere Entstehungsweisen der Salzsteppen sind nachgewiesen oder angegeben worden, doch kann auf diese Verhältnisse hier nicht näher eingegangen werden.

Der Gehalt an Salzen, besonders an Natronverbindungen, ist in dieser Steppenform manchmal ein so grosser, dass jede Vegetation geradezu ausgeschlossen ist[244]). Bei nicht allzugrossem Salzgehalt erhält sich auf dieser Steppenform eine eigenartige Vegetation, die halophytischen Pflanzen, welche dem relativen Gehalt an Natronverbindungen und anderen Salzen angepasst sind, während die gewöhnliche Vegetation von der Salzsteppe ausgeschlossen ist, da dieselbe grössere Salzmengen überhaupt nicht verträgt und ihr gegenüber die Natronverbindungen wie Gifte wirken. (S. oben, p. 217.)

Die halophytischen Chenopodiaceen („Chenopodeenform“, s. p. 230), welche schon durch ihre succulente Beschaffenheit zu grösstem Transspirationswiderstand befähigt sind, repräsentiren die

specifischen Charakterpflanzen der Salzsteppen. Zwischen ihnen treten auch Kräuter, Stauden, besonders Cruciferen und Compositen (namentlich *Artemisia*-Arten) auf, die alle aber, und zumeist in kräftiger Ausbildung, auch auf salzfreien Steppen vorkommen. Viele Gewächse der Salzsteppen (*Salsola*, *Salicornia* etc.) finden sich auch an den Meeresküsten vor, wo ihnen ähnliche Bodenverhältnisse geboten werden. —

Selbstverständlich sind die einzelnen hier genannten Steppenformen nicht strenge von einander zu trennen; vielmehr geht eine Form in die andere über, ja dort, wo die Steppe von Flüssen durchzogen wird, ermöglicht deren Grundwasser die Existenz von Holzgewächsen, in den europäischen und mittelasiatischen Gebieten besonders von Weiden und Pappeln.

Als besondere Form der Steppe seien noch die ungarische Puszta und die amerikanischen Prärieen genannt.

Je mehr die asiatisch-europäische Steppe nach Westen gelegen ist, desto mehr verliert sich ihr strenger Charakter unter dem mildernden Einfluss des Seeklima's.

Die Steppen des ungarischen Tieflandes sind schon vielfach von Weideland und Culturboden durchsetzt, besonders im Grundwassergebiete der Flüsse, wo auch Strauch- und Baumvegetation auftritt, Alles vereinigt zur Puszta[245]), als deren charakteristischeste Culturpflanze die Wassermelone (*Citrullus vulgaris Schrad.*) zu nennen ist, welche, der kurzen Vegetationsperiode der Steppe angepasst, in drei Monaten ihren ganzen Lebenslauf vollendet.

Die Prärieen Nordamerika's bilden den Uebergang der waldreichen atlantischen Gebiete zu den echt amerikanischen Steppen, nähern sich der Grassteppe und gehen selbst in trockene Wiesen über. Ihr Baumwuchs steigert sich bis auf 20 Percent der Bodenfläche.

8. Die Maquis. Im Küstengebiete des Mittelmeeres sind weite Strecken des Landes mit einer Strauchvegetation bedeckt, welche wohl nach der Oertlichkeit verschieden zusammengesetzt, doch stets ein charakteristisches Vegetationsbild darbietet. Diese Pflanzenformation — die Maquis*) — steht in der Regel auf Kalkgrund, seltener auf Glimmerschiefer und anderen Ge-

*) Der von Grisebach in die Pflanzengeographie eingeführte Ausdruck „Maquis“ wird auf Corsica gebraucht; derselbe ist gleichbedeutend mit dem, was die Spanier „Montebasso“, die Italiener „Macchie“ nennen.

steinen. Dominiren in derselben auch überall xerophytische Sträucher, so treten nebenher doch auch andere Xerophyten, namentlich Zwiebelgewächse und andere Staudenformen auf. Bäume sind in den Maquis nur selten und reichlicher nur dann zu finden, wenn Wald und Maquis um den Boden kämpfen. Diese Formation besteht entweder aus immergrünen oder sommergrünen Holzgewächsen. Unter den immergrünen Sträuchern treten besonders Oleander, Myrte, oder Erica-, Ginster- und *Cactus*-Arten auf. Das Vegetationsbild der Maquis ist häufig ein sehr eintöniges. Auf Cypern kommen auf ausgedehnten Strecken nur zwei Straucharten (*Pistacia Lentiscus* und *Juniperus phoenicea*) in dieser Formation vor, in Thracien ist das Gestrüpp der Maquis gar nur auf *Poterium spinosum* beschränkt.

Den Maquis verwandt ist die australische Gebüschformation, dort Scrub genannt, je nach der Vegetation (*Acacia-*, *Eucalyptus-*, *Protea*-Gesträuch etc.) von verschieden specifischem Gepräge, gewöhnlich aber als undurchdringliches Dickicht ausgebildet, welches der Cultur manchmal unübersteigliche Hemmnisse entgegensetzt, indem die Ausrottung gewisser Scrubformen nicht einmal durch Feuer gelingt. Dem Scrub nahe verwandt ist die zumeist aus Mimosengebüsch (*Acacia Karroo* etc.) bestehende Karrooformation des Kaplandes. Einen Anklang an diese Vegetationsform bilden unsere Rosen-, Wegdornhecken und die Brombeerbüsche.

9. Moore entstehen in regenreichen Ländern auf für Wasser schwer durchlässigem oder undurchlässigem Boden. Ihre Vegetation besteht vornehmlich aus Rasen von Gramineen, Cyperaceen (Grünmoore) und Moosen; aber auch Sträucher und Halbsträucher (*Salix*-Arten, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* etc.) treten in manchen Mooren reichlich auf. Bäume (besonders Kiefer und Birke) kommen reichlicher nur in den Waldmooren vor.

Durch die Verwesung der absterbenden Theile der Moorvegetation entsteht der Torf (Torfmoore).

10. Die Haide hat wohl in einzelnen Gebieten, z. B. in der baltischen Ebene, einen scharf ausgesprochenen Vegetationscharakter, wo sie fast nur von *Calluna vulgaris* bewohnt ist. Doch gibt es Uebergänge der Moore zur Haide. Die Moore gehen aber auch wieder in die Sumpfformation und in Wiesen, ja durch die Waldmoore in Wald über.

11. Sumpf- und Wasserformationen. Erstere besteht aus Pflanzen mit im Boden wurzelnden Rhizomen, welche ihre Laubtriebe entweder submers, schwimmend, oder über dem Wasser, die Blüthen aber fast immer über Wasser zur Entwicklung bringen. Rohrgräser, Schilf und Binsen sind in unseren Gegenden für diese Formation, weil massenhaft auftretend, besonders massgebend.

Die Wasserformation enthält ausser den auch in Sümpfen auftretenden noch schwimmende und fluthende Formen (s. Hydrophyten).

12. Oceanische Formationen[246]). Die oceanische Flora beherbergt blos Algen und die sogenannten Seegräser. Erstere dominiren. Von letzteren sind 27 Arten bekannt (Hydrocharitaceen und Potameen).

Auf offenem Meere kommen, abgesehen von einzelligen Algen (*Diatomaceen*) keine Pflanzen vor, sondern nur an der Küste und an seichten Meeresstellen. Die auf offener See oft in ungeheuren Massen vorkommenden Algen (*Fucus*- und *Sargassum*-Bänke) bestehen aus von der Küste losgerissenen und durch die Strömung zusammengeschwemmten Tangen (Kuntze). Das oftgenannte „Sargassomeer" setzt sich aus Algenmassen zusammen, die von der Küste der Bermudas- und Bahama-Inseln zusammengetrieben wurden. Die oberen Meeresschichten sind reicher an Tangen als die tieferen. Schon in einer Tiefe von 50 Faden ist die Algenvegetation eine spärliche, doch hat man selbst aus Tiefen von 150 bis 200 Faden noch Algen hervorgeholt.

Man unterscheidet (nach Kjellmann[247]) drei Formationen (Tiefenregionen) der Meeresvegetation.

1. Die litorale, welche in der Tiefe zwischen Ebbe und Fluth sich bewegt. Die diese Formation zusammensetzende Vegetation (zumeist kleine Formen, vorzugsweise Chlorophyceen) ist zeitweilig der directen Einwirkung der Atmosphäre und des Lichtes ausgesetzt.

2. Die sublitorale Formation, welche vom tiefsten Ebbestand bis etwa in eine Tiefe von 15 bis 20 Faden reicht, wo die reiche Algenvegetation aufhört. Hier stehen noch Algen von grossem Lichtbedürfniss.

3. Die elitorale Tiefenregion. Enthält im Wesentlichen die Form der mittleren Region (2.) aber in nicht so üppiger Ausbildung.

Diatomaceen treten wohl auch an den Küsten, in colossalen Mengen hingegen freischwimmend im offenen Meere auf.

Die typischen Bestandtheile der oceanischen Formation sind Grünalgen (Chlorophyceen), Braunalgen (Fucoideen) und Rothalgen (Florideen).

Einem genaueren Studium sind die oceanischen Formationen noch nicht unterzogen worden, so dass die Aufstellung von den Vegetationsformationen der Landflora analogen Typen noch nicht möglich ist.

In jeder Tiefenregion unterscheidet man ephemere, annuelle und perennirende Formen. Besonders durch das wechselnde Auftreten der beiden ersteren ändert sich das Vegetationsbild nach den Jahreszeiten; Reste der perennirenden Formen erhalten sich das ganze Jahr hindurch. „Besonders in der Litoralformation,“ sagt Drude[246]), „werden die Charaktere leicht beweglich, lassen sich wohl noch am ehestens mit einer bunt zusammengesetzten Landwiese vergleichen, in deren Rasen auch mit dem Jahreswechsel sehr verschiedene Formen von überwiegendem Eindruck sichtbar werden, obwohl in der Beständigkeit des Rasens die physiognomische Einheit gewahrt bleibt.“

III. Capitel.

Die Areale der Sippen.

Der grösste Theil des Festlandes wird von Pflanzen bewohnt. Es überwiegen auf der Erdoberfläche allerdings die pflanzenreichen Gebiete; vegetationsarme und pflanzenlose Erdstriche nehmen aber doch einen viel grösseren Raum ein, als man gewöhnlich annimmt, da, wie schon bemerkt, die Steppen (incl. Wüsten) allein etwa den vierten Theil der festen Erdoberfläche bedecken; dazu kommen noch die beiden, zum grossen Theile vegetationslosen Polarzonen.

Nur die trockensten und kältesten Erdgebiete erscheinen vegetationslos. Aber selbst in jenen Theilen der Wüste, welche Jahre hindurch keinen anderen Niederschlag als zeitweilig schwachen Thaufall geniessen, wächst, wie wir gesehen haben, nach plötzlich eingetretenem Regen rasch eine kurzlebige Vegetation empor. Auch hoch hinauf in die Gebirge steigt die Vegetation, deren Grenze nicht immer mit der Schneelinie zusammenfällt, sondern dieselbe, je nach örtlichen Verhältnissen über- oder unterschreitet. Selbst auf dem ewigen Schnee der Alpen und der Polarländer finden sich noch Algen (namentlich die lebhaft

roth gefärbten Arten: *Protococcus nivalis*, *Ancylonema Nordenskjöldii* und andere) vor. Als absolut vegetationslos wird das innerhalb des südlichen Polarkreises gelegene Gebiet angegeben.

Küsten und Grund des Meeres beherbergen eine mehr oder minder reiche, fast gänzlich aus Algen zusammengesetzte Vegetation *), während auf hoher See, ausser den Diatomaceen keine anderen Pflanzen vorzukommen scheinen **). Die gewöhnliche Algenvegetation reicht bis in eine Tiefe von etwa 400 *m*. Aber selbst in den grössten bisher bekannt gewordenen Meerestiefen, wo bei ausserordentlich hohem Drucke, selbst in den Tropen, eine unterhalb des Gefrierpunktes gelegene Temperatur herrscht, wurden noch lebende Diatomaceen gefunden.

Die physischen Momente, welche die Pflanzenverbreitung bedingen, sind, wie im ersten Capitel dieses Abschnittes gezeigt wurde, so mannigfaltige, dass eine Uebereinstimmung der Verbreitungsbezirke der Pflanzen mit dem geographischen Kartennetze von vorneherein sich nicht erwarten lässt: niemals bezeichnete ein Parallelkreis oder ein Meridian die Verbreitungsgrenze einer Sippe. Eine Coïncidenz der Verbreitungsgrenzen mit bestimmten klimatischen Curven ist wohl nicht ausgeschlossen; es ist aber zu erwarten, dass eine solche sich nur bei solchen Pflanzen zu erkennen geben wird, denen weder die Bodenplastik noch die Bodenbeschaffenheit ein Verbreitungshinderniss entgegensetzt, also vornehmlich bei Gewächsen, welche auf den verschiedensten Böden und in sehr verschiedenen Höhen ihr Fortkommen finden und die zudem in erster Linie von e i n e m bestimmten klimatischen Factor abhängen, z. B. von der Temperatur oder von der Grösse directer Sonnenbestrahlung. Diese Voraussetzungen treffen wohl niemals vollständig zu, im günstigsten Falle beiläufig, so dass dann eine gewisse Annäherung der Verbreitungsgrenzen einer Pflanze an gewisse klimatische Curven sich zu erkennen gibt. So fällt die nördliche Verbreitungscurve der Kiefer nahezu mit der Isotherme $+10^{\circ}$, die der Zwergpalme nahezu mit der Isonephe 40 Percent zusammen, woraus sich entnehmen lässt, dass eine 10° C. nicht unterschreitende mittlere Sommerwärme für die Kiefer und eine nicht über 40 Percent gehende mittlere Himmelsbewölkung für die Zwergpalme ein wesentliches Lebenserforderniss bildet.

---

*) Ueber Meeresphanerogamen (Seegräser) s. oben, p. 230 und 241.

**) Ueber das sogenannte Sargassomeer (s. oben, p. 241).

Im Allgemeinen wird es mithin erforderlich sein, die Verbreitung der Arten und dann deren Sippen in besonderer Weise zu charakterisiren, nämlich durch unmittelbare Feststellung ihrer Verbreitungscurven. Die durch das Klima bedingten Grenzlinien der Verbreitung bestimmter Pflanzen werden als Vegetationslinien (Grisebach) bezeichnet.

Die hauptsächlichsten Vegetationslinien sind jene, welche das äusserste Vorrücken einer Form, Art, Gattung etc. gegen die Pole oder gegen den Aequator hin markiren: die polaren und äquatorialen Grenzcurven der Pflanzenverbreitung.

Arten grosser Verbreitung, wie z. B. jene Pflanzen, die wir später als Kosmopoliten kennen lernen werden, oder die durch die Cultur über einen grossen Theil der Erde verbreitet sind, lassen sich häufig bezüglich ihres Vorkommens nicht anders als durch ihre polaren und äquatorialen Grenzcurven charakterisiren. Innerhalb dieser Vegetationslinien liegt ihr Verbreitungsbezirk (Areale).

Die Verbreitung vieler Arten wird hingegen durch eine geschlossene Grenzcurve bezeichnet, welche bei Arten des circumpolaren Gebietes einem Kreise sich nähert, sonst aber eine sehr unregelmässige Gestalt annimmt, deren Inhaltsfläche aus klimatischen Gründen häufig eine starke ost-westliche Erstreckung aufweist. Der Zug der Gebirge bedingt aber in manchen Gebieten eine starke Dehnung in nord-südlicher Richtung (Südamerika).

Man nimmt an, dass in der Mitte eines geschlossenen Verbreitungsbezirkes die betreffende Art (oder Gattung etc.) entstanden ist und nennt diesen hypothetischen Ausgangspunkt ihrer Ausbreitung, ihr Verbreitungscentrum. In vielen Fällen kann aber wegen räumlicher Verhältnisse der Entstehungspunkt nicht in die Mitte des Verbreitungsbezirkes verlegt werden *).

---

*) Es ist allerdings nicht unmöglich, dass eine bestimmte Pflanzenart an mehreren Punkten der Erde entstanden sei. Die mannigfaltigen Erfordernisse der Existenz und die verwickelten Zufälle, welche ihre phylogenetische Entwicklung mitbedingen, lassen die mehrmalige Entstehung einer Pflanzenart aber im höchsten Grade unwahrscheinlich erscheinen. Die Arten werden deshalb als monophyletisch betrachtet. Unter dieser Voraussetzung erscheint es berechtigt, innerhalb des Verbreitungsgebietes blos einen Entstehungspunkt anzunehmen.

Wenn die Annahme zutrifft, dass eine bestimmte Art nur einen Entstehungspunkt hat, so muss ihr Wohnbezirk ursprünglich als geschlossen angenommen werden. Findet man das Areale einer Pflanzenart in mehrere Gebiete getheilt, so folgert man, dass äussere Verhältnisse: Erhebung der Gebirge, Ueberfluthungen durch das Meer etc. die Trennung des Areals herbeigeführt haben. Beispielsweise tritt die Edelkastanie in mehreren vollständig getrennten Bezirken auf, im wärmeren Europa, in Asien und im mittleren Nordamerika. Nun war dieser Baum in der Tertiärzeit so weit über die Erde verbreitet, dass sich die heutigen Areale desselben ganz naturgemäss als getrennte Reste des ursprünglichen Verbreitungsbezirkes deuten lassen. In den tertiären (miocänen) Schichten Europa's und Nordamerika's wurde weitverbreitet *Populus mutabilis Heer* nachgewiesen, welche in der Gegenwart als *P. euphratica Oliv.* die nordasiatischen Steppengebiete und in vereinzelten Gruppen die lybische Wüste und das westliche Nordafrika bewohnt. Auch in diesem Falle sind die heutigen Areale dieses Baumes auf geologische Umgestaltungen der Erdoberfläche zurückzuführen, durch welche der ursprüngliche weite Verbreitungsbezirk in mehrere kleine getheilt wurde [249]). Es sei hier auch noch auf die im nordwestlichen Deutschland und in England gemeinschaftlich vorkommenden, früher einem einheitlichen Floragebiete angehörigen Pflanzen erinnert.

In jedem Areale sind die Individuen der betreffenden Art mehr oder weniger weit von einander entfernt. Die Dichtigkeit des Vorkommens innerhalb eines Areals hängt von verschiedenen Umständen ab. Vor Allem leuchtet ein, dass an den Grenzen des Areals im Allgemeinen die Individuenzahl für die Flächeneinheit am kleinsten sein wird. Viele in bestimmten Florengebieten als „selten" bezeichnete Arten befinden sich als Vorposten an den Grenzen der Verbreitungsbezirke. Aber auch die Verbreitungsmittel der Pflanzen bestimmen den Grad der Dichtigkeit ihres Vorkommens. Je vollkommener die Verbreitungsmittel ausgebildet sind, desto grösser können die Distanzen zwischen Individuen der gleichen Art ausfallen.

Die Areale der Arten. Nur verhältnissmässig wenige Arten sind auf engbegrenzte Gebiete angewiesen. So hat Sardinien 47, Corsica 58 endemische Species, d. h. Arten, welche strenge auf die genannten Areale angewiesen sind. Die *Dionysia*-Arten kommen nur in Persien vor [250]) (s. oben, p. 196). Die beiden

jetzt noch lebenden *Sequoia*-Arten sind auf die Sierra Nevada in Californien beschränkt. *Sequoia gigantea* war lange nur auf einem einzigen Standort bekannt; jetzt kennt man deren zwei. *Fagonia latifolia Del.* ist bisher blos bei Cairo, *Sanguisorba dodecandra Mass.* blos im Veltlin, *Statice arborea Brouss.* nur an einem Standort auf Teneriffa beobachtet worden.

Endlich sei hier noch der oft genannten Scrophularinee: *Wulfenia carinthiaca Jacq.* gedacht, welche bisher nur in Kärnten auf der Kühweger und auf einer benachbarten Alpe beobachtet wurde, auf welchen beiden Standorten diese Pflanze aber reichlich vorkommt.

Auf der anderen Seite stehen, ebenfalls nur in geringer Zahl, Arten, welche in allen Klimaten ihr Fortkommen finden. Nach A. De Candolle existiren neunzehn Phanerogamen, die ein die halbe Erdoberfläche überschreitendes Areale erobert haben. Diese Kosmopoliten*) sind: *Poa annua*, *Cynodon Dactylon*, *Juncus bufonius*, *Potamogeton natans*, *Urtica urens*, *U. dioica*, *Chenopodium murale*, *Ch. album*, *Lamium amplexicaule*, *Solanum nigrum*, *Samolus Valerandi*, *Sonchus oleraceus*, *Eclipta erecta*, *Erigeron canadense*, *Portulacca oleracea*, *Stellaria media*, *Cardamine hirsuta*, *Capsella bursa pastoris*.

Mit Ausnahme von *Potamogeton natans* sind alle übrigen Kosmopoliten Landgewächse und zwar durchaus Ruderalpflanzen.

An 300—400 Pflanzenarten sind über den ganzen Tropengürtel verbreitet, so von bekannteren Gewächsen *Ricinus communis*, *Argemone mexicana* und *Pistia stratiotes*. Geringer ist die Zahl der Pflanzen, welche sich so weiten Temperatursgrenzen angepasst haben, dass sie sowohl in wärmeren als kälteren Erdgebieten gedeihen, z. B. *Panicum Crus Galli*, *Pteris aquilina* und *Osmunda regalis*.

---

*) Noch weiter als die oben genannten Kosmopoliten sind jene Pilze verbreitet, welche Gährung und Fäulniss bedingen, also Hefe und bestimmte Schizomyceten. Ihre Keime finden sich überall in der Atmosphäre vor. Deshalb sind überall dort, wo es die Temperaturverhältnisse gestatten, die Bedingungen der Gährung und Fäulniss vorhanden. Auch die gemeinsten Schimmelpilze, besonders *Penicillium glaucum* gehörten zu jenen Pflanzen, welche überall vorkommen, wo die Bedingungen des Pflanzenlebens vorhanden sind. Die Temperaturgrenzen für die Entwicklung dieses Pilzes sind ausserordentlich weite: Die Keimung der Conidien erfolgt zwischen 1·5 bis 43, die Myceleutwicklung zwischen 2·5 bis 40 und die Conidienbildung bei 3 bis 40° C. (s. Wiesner, „Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Penicillium glaucum*". Sitzungsbericht der kais. Akademie der Wissenschaften. Bd. 67.)

Die Ursachen, auf welchen die so verschiedenen Arealgrössen der Pflanzenarten beruhen, sind einerseits in der Pflanze, andererseits in äusseren Verhältnissen zu suchen. Je grösser die Anpassungsfähigkeit einer Art ist, desto grösser wird im Allgemeinen ihr Areale ausfallen. Je grösser und je flacher ein Terrain ist, desto günstiger gestalten sich innerhalb desselben die Ausbreitungsverhältnisse. Freilich sind auf derartigem Terrain der Verbreitung der Arten durch Bodenbeschaffenheit und Klima je nach ihrer Anpassungsfähigkeit weitere oder engere Grenzen gesetzt, aber es wird ihr Fortschreiten doch nicht so gehemmt wie auf Inseln, wo das Meer, oder in gebirgigen Ländern, wo die Erhebung des Bodens, sowohl mechanisch als klimatisch der Ausbreitung entgegenwirken. Auf diese Verhältnisse ist das von Alph. de Candolle aufgestellte Gesetz zurückzuführen, dass innerhalb einer natürlichen Ordnung die Areale der Arten desto kleiner werden, je weiter entfernt vom Nordpol ihre Heimat gelegen ist. Der Hauptgrund für das Zustandekommen dieses Verbreitungsgesetzes liegt in der Abnahme der Continentalmassen von Norden gegen Süden zu, besonders aber vom 45° nördl. Br. an. In ausgedehnten feuchten Gebieten schreitet gewöhnlich die Verbreitung der Arten weiter vor als in weitgedehnten, trockenen, weil unter dem Einfluss trockenen Klima's häufig unbewohnbare Strecken sich ausbilden, welche die Wanderung der Pflanzen erschweren.

Sehr fruchtbarer Boden fördert ausserordentlich die Ausbreitung der Arten. Es ist nach der Meinung des Verfassers kein Zufall, dass die Kosmopoliten fast durchwegs Ruderalpflanzen sind. Auf Schutt kommen die Pflanzen vorzugsweise wegen des grossen Gehaltes an assimilirbaren Stickstoffverbindungen des Bodens, aber auch wegen günstiger Erwärmungsverhältnisse und auch wegen anderer auf die Ernährung bezugnehmender hier nicht näher zu erörternder Momente zu üppigster Entwicklung, wie die auf Schutt zufällig auftretenden Feld- und Gartenpflanzen, ferner gewöhnliche Ackerunkräuter, Stechapfel, Bilsenkraut etc. lehren. Es ist somit einleuchtend, dass Gewächse von starker Vermehrungs- und Ausbreitungsfähigkeit gerade auf Schuttboden sich leicht ansiedeln können.

Die Gattungsareale sind grösser als die Wohnbezirke der Arten. Eine selbstverständliche Ausnahme machen die mono-

typischen Gattungen, das sind diejenigen, welche blos eine Art umschliessen, bei welchen sich also Gattungs- und Art-Areale decken.

Da aber die Gattungen auf einen Ausgangspunkt zurückweisen*), so ist es begreiflich, dass die Art-Areale solcher Gattungen häufig zusammenhängen. So findet man sämmtliche Species von *Pinus* nur auf der nördlichen, von *Araucaria* nur auf der südlichen, von *Reseda* nur auf der östlichen, von *Rudbeckia* nur auf der westlichen Halbkugel. Da nun ferner die Areale der einer Gattung angehörigen Arten sich in der Regel durchdringen, so müssen die Gattungsareale relativ kleiner als die Art-Areale sein. Man kennt zahlreiche Gattungen mit 8 bis 15 Species, deren Areale blos zwei- bis dreimal grösser als das durchschnittliche Art-Areale ist.

Getrennte Gattungsareale werden selbstverständlich noch häufiger sein als getrennte Art-Areale, denn gerade die geographische Absonderung trägt zur specifischen Ausprägung der Formen bei. Ausgeprägte Standortsvarietäten finden sich in räumlich getrennten Gebieten. Varietäten werden in getrennten Gebieten zu Arten und Arten zu Gattungen **).

Gleich den endemischen Arten gibt es auch endemische Gattungen, z. B. *Epacris* (blos in Neuholland, 40 Arten), *Selago* (blos am Cap, 75 Arten), *Phyllostegia* (blos auf den Sandwichsinseln, 12 Arten) etc.

Da die Gattungen ein grösseres Wohngebiet aufweisen als die Arten, so wird das im Vergleiche zu den kosmopolitischen Arten relativ häufige Auftreten von kosmopolitischen Gattungen nicht befremden. Solche sind: *Epilobium, Solanum, Ranunculus, Anemone, Rubus, Cerastium, Euphorbia, Senecio, Potamogeton, Juncus, Carex* etc.

Manche Familien sind kosmopolitisch geworden, wie die Cyperaceen, Juncaceen, Gramineen, Compositen, Scrophularineen,

---

*) Es gilt dies strenge nur für die natürlichen oder monophyletischen Gattungen, welche indess die Regel bilden.

**) Ein ausgezeichnetes Beispiel für die specifische Individualisirung in Folge räumlicher Absonderung bietet die weitverbreitete *Dryas octopetala* dar. Sie findet sich im nördlichen circumpolaren Gebiete, in den Alpen, im Altai etc. In jedem der isolirten Gebiete fand die Pflanze besondere Vegetationsbedingungen und hat sich diesen entsprechend in ebensoviele geographische oder Standortsvarietäten umgebildet.

Caryophyllaceen, Cruciferen und Leguminosen, denen sich als sehr weit verbreitet die Orchideen, Alismaceen, Amentaceen, Saxifrageen, Ranunculaceen, Umbelliferen und Rosaceen anschliessen. Einzelne Familien blieben hingegen endemisch, wie z. B. die Chlaenaceen auf Madagascar oder erscheinen doch strenger localisirt, wie z. B. die auf das tropische Amerika beschränkten Vochysiaceen. Zwischen diesen beiden Extremen bewegt sich die Verbreitung der meisten Familien. Es kann nach dem früher Mitgetheilten nicht auffallen, dass viele Familien getrennte Areale bewohnen, z. B. die Epacrideen, welche in Hinterindien, Australien und in Südamerika auftreten.

Keine Familie ist gleichmässig über ihr Gebiet verbreitet. Regel ist, dass jede Familie in einem bestimmten engeren Gebiete culminirt. Beispielsweise nehmen die Aroideen und Orchideen gegen die Tropen zu, die Gramineen und Compositen ab, die Moose bis zu einer bestimmten Grenze gegen die Pole, Gefässkryptogamen, besonders Farne, gegen den Aequator zu.

Die vorgeschrittenste Abtheilung des Gewächsreiches, die Dicotyledonen, stellen das grösste Contingent an bestimmten Formen und in vielen Gebieten (z. B. in den Tropen) an Individuen. Selbst in der gemässigten Zone überwiegen die dicotylen Arten. Ihr durchschnittliches Verhältniss zu den monocotylen Species stellt sich daselbst etwa wie 4 : 1.

IV. Capitel.

Die Principien der pflanzengeographischen Systematik.

Was für den Systematiker die Art, das bedeutet für den Pflanzengeographen das Areale: Art und Areale stellen sich zunächst als unmittelbare Ergebnisse der Beobachtung dar. Wie der Systematiker bei der Fixirung der Arten nicht stehen bleibt, sondern durch Aufstellung von Gattungen, Familien etc. Ordnung und Uebersicht in das Chaos der Arten zu bringen sucht und schliesslich alle durch Vergleichung gewonnenen Einheiten zu einem System vereinigt, so betrachtet der Pflanzengeograph als Ziel aller seiner Bestrebungen eine übersichtliche, naturgemässe Gliederung der gesammten Pflanzendecke der Erde, mit Einem Worte ein pflanzengeographisches System.

A. v. Humboldt, welcher die Pflanzengeographie vor Allem als botanische Erdbeschreibung auffasste, suchte in erster Linie die Pflanzendecke nach geographischer Breite (Zonen) und Seehöhe (Regionen) zu classificiren und im Uebrigen physiognomisch zu schildern. Ihm folgten Meyen[251]), welcher die Humboldt'schen Ideen weiter ausführte.

Erst Schouw[252]) stellte das System der Pflanzenverbreitung auf neue Grundlagen (1823 und später), indem er durch vergleichende statistische Behandlung der Pflanzenfundstätten botanisch charakterisirte Gebiete zu ermitteln suchte. Massgebend für die Aufstellung jedes seiner 25 phytogeographischen „Reiche" war eine möglichst grosse Zahl endemischer Arten, Gattungen und Familien und das Culminiren bestimmter Gattungen oder Familien *).

Als phytogeographisches System hat die Schouw'sche Anordnung allerdings nur mehr ein historisches Interesse. Allein, abgesehen von den in demselben zum Ausdrucke gelangenden,

---

*) Die von Schouw aufgestellten phytogeographischen Reiche sind: 1. Das Reich der Moose und Saxifragen (Polarländer); 2. das Reich der Umbelliferen und Cruciferen (Europa exclusive des polaren und mediterranen Gebietes, Asien, etwa vom Polarkreis südlich bis zum innerasiatischen Steppengebiete); 3. das Reich der Labiaten und Caryophylleen (mediterranes Gebiet); 4. Reich der Aster- und Solidagoarten; 5. Reich der Magnolien (beide in Nordamerika); 6. Reich der Camellien und Celastrineen (chinesisch-japanisches Gebiet); 7. Reich der Scitamineen (Vorder- und Hinterindien exclusive des nördlichsten Gebietes); 8. emodisches, 9. polynesisches, 10. hochjavanisches, 11. oceanisches Reich; 12. Reich der Balsambäume (Südwestarabien); 13. Wüstenreich (Sahara, arabische Wüste); 14. tropisch-afrikanisches Reich; 15. Reich der Cactus und Piper (Venezuela, Guyana und benachbarte Gebiete); 16. Reich des mexikanischen Hochlandes; 17. Reich der Cinchonen (Westküste von Südamerika); 18. Reich der Escallonieen und Calceolarien (Bolivia zum Theile); 19. westindisches Reich; 20. Reich der Palmen und Melastomaceen (mittleres Südamerika); 21. Reich der baumartigen Synanthereen (Buenos Ayres); 22. antarktisches Reich; 23. Reich der Stapelien und Mesembryanthemen (Cap); 24. Reich der Eucalyptus und Epacrideen (südliche Hälfte von Australien; die nördliche wird zum polynesischen Reiche gerechnet); 25. neuseeländisches Reich.

In seinen späteren Schriften benannte Schouw jedes seiner Reiche auch nach einem hervorragenden Botaniker, der um die Erforschung des betreffenden Gebietes sich besondere Verdienste erwarb. So wurde das Reich der Moose und Saxifragen auch Wahlenberg's Reich, das Reich der Umbelliferen und Cruciferen auch Linné's Reich genannt etc.

heute noch zum grossen Theile richtigen Thatsachen über Vorkommen und Culminiren geographisch wichtiger Pflanzen und Pflanzensippen in bestimmten Gebieten, hat dieses System deshalb einen gewissen bleibenden Werth, weil in demselben die statistische Methode zur Anwendung kommt, welche bei Aufstellung eines pflanzengeographischen Systems stets die thatsächliche Grundlage schaffen muss. Existiren natürliche Florengebiete, so sind sie nur durch diese Methode zu finden. Alle anderen Methoden können nur zu einer Erklärung des Zustandekommens dieser Florengebiete führen. Es wird sich alsbald die Thatsache ergeben, dass in den Schouw'schen Reichen vielfach die Grundzüge der modernen phytogeographischen Systeme zu finden sind. —

Das pflanzengeographische System Grisebach's (1872) unterscheidet sich von dem Schouw'schen durch das Bestreben, die „natürlichen Floren" oder „Vegetationsgebiete" in Bezug auf ihr Zustandekommen zu erklären. „Das oberste Gesetz" — so sagt der Autor — „welches der dauernden Absonderung von natürlichen Floren zu Grunde liegt, muss man in den Schranken erblicken, welche ihre Vermischung gehemmt oder ganz verhindert haben" [253]). Nach Grisebach's Auffassung sind diese Schranken im Klima, in der Ausbreitung der Meere, Wüsten und ausgedehnten Waldmassen, endlich in der Erhebung der Gebirge zu suchen.

Jede Art breitet sich von ihrem Entstehungsorte aus, bis die genannten Hemmnisse ihrem Vordringen ein Ende setzen, wobei die klimatischen Schranken ebenso in den Breiteveränderungen, als in der Elevation zur Geltung kommen, und die bei Uebergang des Seeklima's in das Continentalklima auch im Sinne der geographischen Länge wirksam werden können. Bei dem Vordringen können durch Klimawechsel, besonders bei räumlicher Isolirung, neue Formen (Varietäten, Arten) entstehen.

Grisebach unterscheidet 24 Vegetationsgebiete, welche vielfach mit den Schouw'schen Reichen übereinstimmen, obgleich jener Autor mehr auf klimatischen Vegetationscharakter als auf die Stärke des Endemismus bei Aufstellung seines Systems Rücksicht nimmt. Uebergänge sind in diesem wie in jenem Systeme zu finden, da scharfe Scheidelinien nur dort hervortreten, wo das Terrain selbst durch hochaufragende Gebirge, durch das

Meer oder durch grosse Wüsten eine strenge Umgrenzung erfährt *). (S. die beigegebene Erdkarte[254]).

Wie aus früheren Darstellungen hervorgeht reichen die derzeitigen Boden- und klimatischen Verhältnisse zur Erklärung der heutigen Vegetation nicht aus; es muss zum Zwecke der Ergründung des Zustandekommens der heutigen Pflanzendecke, überhaupt der Biosphäre auch auf die Entwicklung der organischen Welt und im Zusammenhange damit auf frühere geologische und klimatische Zustände der Erde Rücksicht genommen werden.

Der erste gross angelegte Versuch, eine Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt zu geben, wurde von Engler[255]) (1882) unternommen. Dieser Forscher leitet die heutige Vegetation

---

*) Die Grisebach'schen Vegetationsgebiete sollen hier nur durch Hinweis auf die in denselben auftretenden, im nächsten Capitel genauer zu charakterisirenden Vegetationsformationen dem Leser vergegenwärtigt werden: 1. Arktische Flora (= Reich 1 nach Schouw), Tundra. 2. Waldgebiet des östlichen Continents (≐ Reich 2 nach Schouw), Wald, zum grossen Theile in Ackerland umgewandelt, besonders im westlichen Theile, Wiese, Heide, Grassteppe, Torfmoore, im Amurgebiete die Parklandschaft. 3. Mediterranes Gebiet (= Reich 3 nach Schouw), Maquis und Wald, zum Theile immergrüner Laubwald. 4. Steppengebiet. Ungarisches Tiefland, unteres Donaugebiet, Südrussland, Südwest- und Centralasien. Gras-, Sand- und Salzsteppe. 5. Chinesisch-japanisches Gebiet (nahezu übereinstimmend mit Reich 6 nach Schouw). Wald, zum grossen Theile in Ackerland umgewandelt, Wiese, Steppe. 6. Indisches Monsungebiet (zum grossen Theile mit Reich 7 nach Schouw übereinstimmend). Hygrophytische Gebiete mit Dschungeln, Xerophytengebiete mit Maquis, immergrüne Laubwälder (Dryobalanops, Shorea etc.) u. a. 7. Sahara (= Wüstenreich Schouw's). Steppe, Wüste mit Wadis (Grundwasser führende Thalfurchen) und Oasen, an den Nordküsten Maquis etc. 8. Sudan. 9. Kalahari (entsprechen zusammen etwa dem tropisch-afrikanischen Reiche Schouw's), mit theils hygrophytischen (Congobecken), theils xerophytischen Gebieten. An den Flussufern der centralen Plateaugebiete Tropenwald („Gallerien"). 10. Cap (z. Th. Reich 23 nach Schouw). Relativ artenreichstes Gebiet der Erde. Vorherrschend Buschland, Maquis, Grassteppe und an der Südküste lianenreicher Wald. 11. Australien (nahezu Reich 24 nach Schouw). Vorherrschend Savanne und Buschland (Scrub.), sodann Wald (Eucalyptus), Wüste, Steppen. 12. Waldgebiet des westlichen Continents (zum grossen Theile mit dem Reiche 4 Schouw's übereinstimmend). Dieselben Vegetationsformationen wie im Waldgebiete des östlichen Continents. 13. Präriegebiet (mit 4, 5, 15, 16 nach Schouw). Gras- und Salzsteppe, erstere auch Cactus und Yucca aufnehmend, südlich Buschwald und Dorngesträuch häufig, an den Flussufern Wald etc. 14. Kalifornisches Küstengebiet, der Mittelmeerflora analoges Mesothermen-

Botanische Erdkarte.

A. Vegetationsgebiete nach Grisebach.

I *Arktische Flora*
II *Waldgebiet des östlichen Continents*
III *Mittelmeergebiet*
IV *Steppengebiet*
V *Chinesisch-japanisches Gebiet*
VI *Indisches Monsungebiet*
VII *Sahara*
VIII *Sudan*
IX *Kalahari*
X *Kapflora*
XI *Australien*
XII *Waldgebiet des westlichen Continents*
XIII *Prairiengebiet*
XIV *Kalifornisches Küstengebiet*
XV *Mexikanisches Gebiet*
XVI *Westindien*
XVII *Cisäquatoriales Südamerika*
XVIII *Hylaea*
XIX *Brasilianisches Gebiet*
XX *Tropische Anden*
XXI *Pampasgebiet*
XXII *Chilenisches Übergangsgebiet*
XXIII *Antarktisches Waldgebiet*
XXIV *Oceanische Inseln*

B. Florenreichsgruppen nach Drude.

Boreale Gruppe
Tropische „
Australe „

Nördl. Polarkreis
Wendekr. des Krebses
Äquator
Wendekr. des Steinbockes
Oceanische Inseln
20 Länge v. Greenwich 20

Verlag von Alfred Hölder, k.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.
Kartogr. Anst. v. G. Freytag & Berndt, Wien.

aus jener der Tertiärzeit ab und versucht zu zeigen, dass die wesentlichsten späteren Umgestaltungen des Florencharakters durch die Erhebung der Gebirge und den Einfluss der Eiszeit vorbereitet, eingeleitet und theilweise vollzogen wurden.

Nach Engler's Untersuchungen lässt sich die heutige Vegetation auf vier schon in der Tertiärzeit vorhanden gewesene Florenelemente zurückführen. Auf Grund dieser gleich zu charakterisirenden Florenelemente wird die gegenwärtige Pflanzendecke in folgende Florenreiche eingetheilt:

I. Das nördliche extratropische Florenreich. Es ist charakterisirt durch das arktotertiäre Florenelement, welches den miocänen Pflanzenfunden des nordischen und circumpolaren Gebietes entspricht und zahlreiche Holzgewächse,

---

gebiet. Wald, theils immergrün (Eiche, Laurineen), theils sommergrün (Aesculus, Fraxinus), Parklandschaft, Maquisformation (auch Cacteen enthaltend) und Matten (zum Theile in Steppen übergehend). 15. Mexicanisches Gebiet (zum Theil 16 Schouw). Immergrüner Tropenwald, Savanne etc.; reichgegliederte Vegetation in den Gebirgsregionen, besonders charakteristisch auf vulkanischem Boden. 16. Westindien (= westindisches Reich nach Schouw). Tropenwald (in den Lagunen Mangroven, an der Küste Cocos), reich an Epiphyten und Lianen, Savannen etc. 17. Südamerikanisches Gebiet diesseits des Aequators (zum grossen Theile mit 15 Schouw übereinstimmend). Tropischer Urwald, Mangrovewald, Savanne, theils im Uebergang zur Steppe, theils zur Wiese; in den xerophytischen Gebieten (Venezuela), reichlich Cacteen. 18. Hylaea oder Gebiet des äquatorialen Brasilien. Feuchtheisses Gebiet mit tropischem, an Epiphyten und Lianen reichem Urwald, zum Theile von Savannen mit immergrüner Baumvegetation unterbrochen. Im Ueberschwemmungsgebiete des Amazonas befindet sich eine charakteristische Waldform [„Jgapo"], dessen Baumstämme jährlich 3 bis 4 Monate unter Wasser stehen. Auch auf den Bäumen der Savanne kommen Lianen und Epiphyten vor. 19. Brasilien (18 + 19 Grisebach = 20 Schouw). Tropischer Urwald von grosser Mannigfaltigkeit, Savannen, Grasfluren etc. 20. Tropische Anden Südamerika's (zum Theile Cinchonenreich Schouw's). Im Andengebiete alle Vegetationsregionen (Palmen bis Schneeregion) vertreten. In der oberen Bergregion Cinchonenwälder besonders hervortretend. Formationen sehr abwechslungsreich, aber wenig charakteristisch. 21. Pampasgebiet (zum Theil 21 Schouw). 22. Chilenisches Uebergangsgebiet. Vorherrschend Buschland (Dorngebüsche, Espinales), Bäume (Bolda, Quillaja) sparsam, zerstreut. 23. Antarktisches Waldgebiet (zum Theil Schouw's, Antarktisches Reich). Vorwiegend Wald von theilweise arktischem Charakter (Fagus, Empetrum), aber viele Repräsentanten tropischer Familien (Laurineen, Myrtaceen etc.). Weideland und im Süden offene Moore. 24. Oceanische Inseln (Vegetationscharakter und Flora sehr verschieden, den Vegetationsgebieten der Festländer nach Grisebach nicht zu unterordnen).

welche jetzt noch in Nordamerika und im extra-tropischen Ostasien vorkommen, aufweist.

II. Das palaeotropische Florenreich oder das tropische Florenreich der alten Welt. Vorherrschend ist der palaeotropische, in den höheren Regionen auch das arktotertiäre in einzelnen Gebieten zudem das altoceanische Florenelement. Das palaeotropische Element ist durch die gegenwärtig in den Tropen der alten Welt dominirenden Familien der Palmen, Pandaneen, Dracaenen, Myrtaceen, Mimoseen, Urticaceen, Myricaceen, Araliaceen, Sterculiaceen und durch das Fehlen einzelner im arktotertiären Elemente herrschenden Familien (Saxifrageen, Alsineen, Valerianeen, Pyrolaceen etc.) charakterisirt. Die Stammformen dieser palaeotropischen Flora sind in dem breiten Tropengürtel zu finden, welcher sich zur Tertiärzeit nordwärts bis Südengland über die östliche Erdhälfte erstreckte.

III. Das neotropische (südamerikanische) Florenreich. Ueberwiegend ist das neotropische Florenelement. Selbst in den Hochgebirgen treten, allerdings neben arktotertiären auch neotropische Formen auf. Das neotropische Florenelement findet derzeit seine Vertretung im tropischen Brasilien und Westindien. In der Tertiärzeit hatte es eine viel grössere Ausdehnung und beherrschte wahrscheinlich bis zur Hebung der Anden das ganze tropische Amerika. Erst nach diesem Ereigniss dürfte das arktotertiäre Element (besonders Cupuliferen und Abietineen) in das neotropische Florenreich eingedrungen sein.

IV. Altoceanisches Florenreich (Neuseeland zum Theile, Australien zum Theile, Capland zum Theile, antarktisches Südamerika und einige Inselgebiete). Mit geringen Ausnahmen herrscht hier das altoceanische Element. Die Formen des altoceanischen Florenreiches sollen die Fähigkeit besessen haben, „über grössere Strecken des Oceans hinwegzuwandern und sich auf den Inselgebieten weiter zu entwickeln . . . Da die (diesem Florenreiche angehörigen) Inselgebiete sich vorzugsweise auf der südlichen Hemisphäre befinden, so war es natürlich, dass die Formen des altoceanischen Florengebietes vorzugsweise dort platzgriffen und daselbst am wenigsten mit den Formen anderer Elemente vermischt auftreten, während auf den nördlich vom Aequator gelegenen Inselgebieten die nahen Continente zu oft andere Pflanzen nach den Inseln gelangen liessen und demzufolge dort das altoceanische Element sich nicht in dem Grade be-

haupten konnte, wie auf den Inseln der südlichen Hemisphäre [256])."
Zu den charakteristischen Bestandtheilen dieses Florenelementes gehören die Epacrideen, Myoporaceen, Restiaceen, Centrolepideen, welche in dem palaeotropischen und neotropischen Florenelemente fast gänzlich fehlen. Die reiche Xerophytenflora des Caplandes und einzelner Theile Australiens dankt zum grossen Theile dem oceanischen Florenelemente ihr Entstehen*).

Drude (1884) geht bei Aufstellung seines Systems wie Engler von der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt aus, legt aber auf den Vergleich der Sippenareale, überhaupt auf die Statistik der Gewächse ein grösseres Gewicht, so dass er bei Aufstellung der Einheiten seines Systems (Floren, Florenreiche und Florenreichsgruppen) zu Resultaten gelangt, welche im Thatsächlichen wohl begründet erscheinen.

---

*) Die Unterabtheilungen des Engler'schen Systems fallen vielfach mit den von Grisebach aufgestellten Vegetationsgebieten zusammen. (Vergl. Höck, Hauptergebnisse der Pflanzengeographie, Berlin 1888, p. 6 und 7.)

Die von Engler versuchte Herleitung der heutigen Flora aus der tertiären scheint den neueren geologischen und phytopaläontologischen Forschungen nicht mehr Stand halten zu können, denn die Annahme von der breiten, in der Tertiärzeit vorhanden gewesenen Tropenzone, welche nord- und südwärts nur von gemässigten Gebieten begrenzt gewesen sein soll, ist sehr in's Schwanken gerathen, indem nachgewiesen wurde, dass die klimatischen Aenderungen von der Kreide bis zum Diluvium in Nordamerika ganz andere, nämlich viel weniger extreme waren als in Europa, beispielsweise selbst im älteren Tertiär Nordamerika's keine Flora von ausgesprochen tropischem Charakter nachweisbar ist (vergl. Neumayr, Erdgeschichte II, p. 501, 510) und dass Japan zur Tertiärzeit kein wärmeres Klima hatte als derzeit, ja dass für einzelne Gebiete (Mogi) aus der Tertiärflora sogar auf ein im Vergleiche zum heutigen kälteres Klima zu schliessen ist (Nathorst: „Zur fossilen Flora von Japan". Paläontol. Abhandlungen von Dames und Kayser. Bd. IV, Nr. 3, Berlin 1888).

Es sind überhaupt die Altersbestimmungen der pflanzenführenden Schichten früher nicht mit der genügenden Vorsicht angenommen worden und selbst die berühmten Determinationen der hochnordischen Pflanzenreste durch Heer können nicht mehr als richtig angesehen werden, denn Heer rechnete vieles zum Miocän, was erwiesenermassen einer älteren Stufe des Tertiärs angehört, in welchen entschieden ein wärmeres Klima und eine ausgesprochen tropische Vegetation herrschten. (Vergl. Neumayr, l. c.)

Obgleich es vielfach gelungen ist, enger begrenzte Florengebiete auf ältere Zustände zurückzuführen, so scheint doch aus Mangel an ausreichendem Thatsachenmateriale die Ableitung der gegenwärtigen Pflanzendecke aus der Vegetation vorhergegangener geologischer Epochen derzeit noch unausführbar zu sein.

Von Engler's System weicht das von Drude aufgestellte in zwei wesentlichen Punkten ab. Drude stellt nämlich den Floren der Continente und Inseln ein oceanisches Florenreich gegenüber, welches die submarinen Formen der Algen und die Seegräser umschliesst und hauptsächlich an den Küsten entwickelt ist (s. oben, p. 241). Sodann verwirft Drude Engler's „altoceanisches Florenelement“ und findet im australen Gebiete, welches vorzugsweise von diesem Elemente beherrscht sein soll, keine einheitliche Flora, wohl aber eine Vegetation von theilweise besonderem Florencharakter, mit Anklängen an die Floren der Nachbarländer. Die isolirte Weiterentwicklung der die australen Länder bewohnenden Pflanzenwelt ist als Ursache ihrer specifischen Ausbildung anzusehen[257]).

Uebersicht des Drude'schen Systems:

A. Oceanisches Florenreich.

B. Die Florenreiche des Festlandes.

a) Boreale Florenreiche (fallen im Wesentlichen mit Engler's extratropischem Florenreich zusammen):

1. Nordisches Florenreich (= 1, 2, 12 zum Theile *),
2. Mittleres Nordamerika (= 12 zum Theile, 13, 14),
3. Ostasien (= 5),
4. Innerasien, } (etwa 3 und 4);
5. Mittelmeerländer und Orient }

b) Australe Florenreiche (decken sich zum grössten Theile mit Engler's altoceanischem Florenreiche):

6. Antarktisches Florenreich (23, 24 zum Theile),
7. Neuseeland **) (24 zum Theile),
8. Andinisches Florenreich (20 z. Th., 21, 22, u. 24 z. Th.),
9. Australisches Florenreich (= 11),
10. Südafrikanisches Florenreich (10, und 9 zum Theile);

c) tropische Florenreiche (umschliessen Engler's palaeotropisches und neotropisches Florenreich):

11. Tropisches Amerika (beiläufig 15—19),
12. Indisches Florenreich (6, 11, und 24 zum Theile),
13. Ostafrikanische Inseln (24 zum Theile),
14. Tropisches Afrika (= 8).

---

*) Die Ziffern beziehen sich auf die Nummer der p. 252 ffd. angeführten Vegetationsgebiete des Grisebach'schen Systems.

**) Neuseeland hat mehr den Charakter eines Mischlingsflorenreiches, welches die Eigenthümlichkeit der australen mit dem tropischen indischen Gebiete verbindet.

Als Endresultat der bisherigen pflanzengeographischen Forschungen ergibt sich, dass überall auf der pflanzenbewohnten Erdoberfläche eine mehr oder minder stark gemischte, in fortwährender Umbildung begriffene Flora auftritt; dass Boden- und klimatische Verhältnisse wohl einen tiefgreifenden Einfluss auf die Gestaltung der Vegetation ausüben, in jedem Erdgebiete sich aber der Einfluss der geschichtlichen Entwicklung der Pflanzendecke in dem Hervortreten bestimmter Arten, Gattungen oder Familien, also bestimmter Sippen des Pflanzenreichs ausprägt, so dass in allen pflanzengeographischen Systemen, welche nach Schouw aufgestellt wurden, die Spuren der von diesem bedeutenden Forscher aufgestellten „Reiche" wiederzufinden sind.

Anhang.

Die historische Entwicklung der Botanik.

1. Das vorliegende Werk exponirte die Elemente des derzeitigen botanischen Wissens. Durch Anführung einiger Forschernamen und Jahreszahlen liessen sich im Vorbeigehen die wichtigsten Entdeckungen besonders markiren; im Uebrigen war — abgesehen von einigen dringend nöthigen, in die Organographie und Biologie einleitenden geschichtlichen Bemerkungen — die Darstellung keine historische, sondern eine logische, aus der nicht entnommen werden konnte, auf welchen Wegen und Umwegen und in welcher Aufeinanderfolge der botanische Wissensschatz erworben wurde.

Zu den Elementen der Wissenschaft zählen aber nicht nur die wichtigeren dieses Gebiet betreffenden positiven Kenntnisse und Anschauungen, sondern auch dessen Literatur und Geschichte. Die in den Noten (s. Bd. I, 2. Aufl., p. 284 ffd.; Bd. II, p. 415 ffd.; Bd. III, p. 283 ffd.) mitgetheilten Nachweise sollen den Anfänger in die Literatur der Botanik einführen*); die nachfolgenden Blätter sind bestimmt, ihn mit der Aufgabe und Bedeutung der

*) Die reichhaltigste Zusammenstellung der botanischen Literatur findet sich in Pritzel, „*Thesaurus literaturae botanicae*". Lipsiae 1872. Im Jahre 1873 wurde von L. Just der „Botanische Jahresbericht" begründet, welcher fortlaufend über die gesammte botanische Literatur referirt.

Geschichte der Botanik und mit den Hauptzügen der Entwicklung dieser Wissenschaft bekannt zu machen.

Sehr treffend hat sich Whewell [258]) in der Einleitung zu seiner Geschichte der inductiven Wissenschaften über das in jeder Geschichte der Wissenschaft anzustrebende Ziel ausgesprochen: „Die Vollständigkeit der Uebersicht,“ sagt er, „besteht nicht in der Aufhäufung aller einzelnen Kleinigkeiten, die zu der allmäligen Ausbildung der Wissenschaft beigetragen haben, sondern vielmehr in der klaren Darstellung der Hauptzüge des grossen Gemäldes. Der Geschichtsschreiber muss zeigen, wie jeder von jenen grossen Schritten gemacht worden ist, durch welche die Wissenschaft ihre gegenwärtige Gestalt gewonnen hat, und zu welcher Zeit und durch welchen Mann jede von den grossen Wahrheiten erhalten worden ist, deren Sammlung jetzt einen so kostbaren Schatz bildet.“

Die Geschichte der Wissenschaft soll also nicht eine Chronologie der Entdeckungen und Ansichten des betreffenden Gebietes sein, sondern den Entwicklungsgang der Forschung schildern; sie soll ebensowohl den Ursachen des Fortschrittes, als jenen des Stillstandes und Rückschrittes nachspüren.

2. Die Geschichte der Botanik bildet einen Theil der Geschichte der Wissenschaften und der Geschichte überhaupt. Ihre Bedeutung als Zweig dieses grossen Wissensgebietes soll hier nicht näher erörtert werden; wohl aber mögen einige Bemerkungen wenigstens andeuten, welche Wichtigkeit die Geschichte der Botanik für den Botaniker selbst hat.

Erstlich lehrt sie, in welcher Weise sich dieser Zweig der Naturwissenschaft entwickelt hat, in welchem Abhängigkeitsverhältnisse er zu den Fortschritten der anderen Wissenschaften steht, welche Denkweise und welche Methode ihn am meisten fördern, und wie seine Fortschritte beeinflusst werden durch die geistigen Strömungen der Zeit und selbst durch mancherlei historische Ereignisse. Sodann wirkt der fortwährende Contact mit der Geschichte seiner Wissenschaft belebend auf die eigene Arbeit des Forschers; denn aus dem grossen Schatze des errungenen Wissens tritt zu jeder Zeit doch nur eine bestimmte Summe an die Oberfläche und bildet das derzeitige lebendige Capital der Wissenschaft; ein anderer oft sehr werthvoller Theil liegt einstweilen ungenutzt und harrt seiner Zeit. Wohl wird man in keiner Epoche dies eingestehen wollen, allein die Ge-

schichte lehrt es in eindringlichster Weise. Die Entdeckungen der Begründer der Pflanzenanatomie, Malpighi und N. Grew, waren in der Mitte des vorigen Jahrhunderts vergessen. Die Linné'sche Periode schob fast Alles in den Hintergrund, was über die Beschreibung der Pflanzenformen hinausging. Die scharfsinnigen Untersuchungen Chr. C. Sprengel's über die Mithilfe der Insecten bei der Befruchtung der Blüthen blieben durch mehr als ein halbes Jahrhundert unbeachtet, bis die Untersuchungen Ch. Darwin's dieselben wieder an's Licht brachten, und nunmehr wird wieder die Forschungsrichtung Sprengel's mit besonderer Vorliebe verfolgt u. s. w.

3. Der Sinn für historische Forschung hat viele Botaniker bewogen, ihren eigenen Untersuchungen über bestimmte Fragen eine mehr oder minder genaue, in manchen Fällen kritisch gehaltene historische Uebersicht des Gegenstandes voranzustellen. Auf diese Art wurden seit Jahrhunderten sehr werthvolle Materialien zur Geschichte der Botanik angehäuft; allein erst seit etwa einem Jahrhundert wird die Geschichte der Botanik als besonderer Wissenszweig betrieben. Albrecht v. Haller eröffnete (1771—1772) durch seine *Bibliotheca botanica* die Reihe der Geschichtsschreiber der Botanik; ihm folgten Kurt Sprengel (1817—1818) u. A. Später behandelten die Geschichte der Botanik hauptsächlich Bischoff (1839), E. Meyer (1854 und ffd.), Jessen (1864) und Sachs (1875). Die ausgezeichnetsten und tiefgehendsten Studien lieferte E. Meyer, dessen Geschichte indess leider nur bis in's sechzehnte Jahrhundert reicht. Auch Whewell hat in seiner berühmten Geschichte der inductiven Wissenschaften (1837) der historischen Entwicklung der Botanik einige ausführliche Capitel gewidmet [259]).

4. Fast jeder Zweig der Naturwissenschaft hat seine Wurzel in der Praxis des Lebens. Speciell die Botanik ging gleich der Physiologie, Anatomie und Chemie aus der Heilkunde hervor. Die ältesten botanischen Schriften bilden, wie wir sehen werden, fast nur eine die Pflanzenwelt betreffende *materia medica*. Viel später erst, nachdem die botanischen Kenntnisse an der Hand der Medicin erstarkten, erwachte der Sinn für die um ihrer selbst willen betriebene wissenschaftliche Botanik.

Lange hatte selbst diese reine Botanik kein anderes Ziel als die Unterscheidung der Pflanzen und ihre übersichtliche Zusammenfassung. Dieses Ziel vor Augen, entwickelte sie sich

weiter bis zu einer nicht unbeträchtlichen Höhe, wenn man diese an der Zahl gut unterschiedener Pflanzenarten messen wollte, unabhängig von allen anderen Wissenschaften.

Das Studium des inneren Baues der Pflanze und der Entwicklung der Pflanze konnte aber wegen Kleinheit der Elementarorgane und der Organanlagen erst nach Erfindung des Mikroskops betrieben werden. Die Physiologie aber, deren Aufgabe in der Zurückführung der Lebensvorgänge auf einfache mechanische Processe besteht, setzte schon eine Summe physikalischer und chemischer Kenntnisse und Methoden voraus, wie solche nur auf dem Wege des Experimentes zu gewinnen sind, konnte somit erst in unserer inductiven Forschungsepoche erwachen, also innerhalb der letzten drei Jahrhunderte, in welche Zeit indess auch die Erfindung des Mikroskops fällt. Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Physiologie gehören also der inductiven Epoche der Naturwissenschaften an, welche nach dem Untergange der mittelalterlichen Scholastik im sechzehnten Jahrhundert begann, deren Eingang schon durch einige der grössten Forscher aller Zeiten, wie durch Copernicus gekennzeichnet ist, und deren Denkrichtung im Vergleiche zu jener früherer Epochen zuerst Baco von Verulam klar erkannte und scharf präcisirte.

5. Die Bedürfnisse des Lebens brachten den Menschen frühzeitig mit der Pflanzenwelt in innige Berührung und führten zweifellos bald zur Kenntniss zahlreicher Pflanzenarten und ihrer Eigenschaften. In den ältesten auf uns gekommenen Schriftwerken wird bereits zahlreicher Gewächse Erwähnung gethan. So in der Bibel, in den homerischen Gesängen, in der Sakontala, und es wurde von mehreren Forschern — zuerst von Kurt Sprengel — der Versuch gemacht, die dort genannten Pflanzen im Sinne der heutigen Botanik zu deuten.

Zweifellos besassen alle alten Culturvölker, wie es scheint besonders die alten Inder und Egypter, ein beträchtliches botanisches Wissen, das aber — mag auch die Forschung uns darüber späterhin Aufklärung schaffen — für die Entwicklung unserer heutigen Botanik als verloren zu betrachten ist.

Blos die Schätze des classischen Alterthums enthielten einige auf unsere Tage gekommene botanische Schriften, aus welchen die Späteren Nutzen ziehen konnten und die auch den Ausgangspunkt der heutigen descriptiven Botanik bildeten. Es sind dies vor Allem die hippokratischen Schriften (d. s. die

Werke des Hippokrates [460—377 v. Chr.] und die ihm zugeschriebenen), ferner die Werke des Aristoteles (387 bis 322 v. Chr.) und des Theophrastos Eresios (371 bis 286 v. Chr.) [260]).

In den hippokratischen Schriften werden 236 Medicinalpflanzen aufgezählt. In den unzweifelhaft echten Werken des Hippokrates knüpfen sich an die Namen der Pflanzen blos Angaben über deren Heilkräfte, und nur in anderen zweifelhaften, wahrscheinlich unechten und aus viel späterer Zeit stammenden hippokratischen Schriften finden sich auch einige, aber höchst ungenaue Beschreibungen vor.

Die aristotelischen Schriften enthalten zahlreiche auf die Natur der Pflanzen bezugnehmende, später noch zu berücksichtigende Bemerkungen, welche in neuerer Zeit (von Wimmer) gesammelt herausgegeben wurden. Die botanischen Werke des Stagiriten (zwei, nach anderen Angaben blos eines) sind verloren gegangen. Indess scheint die mehrfach ausgesprochene Ansicht, dass Theophrast hauptsächlich aus Aristoteles geschöpft habe, nicht ohne Berechtigung, zumal dieser Schüler des Aristoteles dessen Bücherschätze erbte.

Von den botanischen Werken des Theophrast sind zwei auf uns gekommen: „Die Geschichte der Pflanzen (Θεοφραστοω περὶ φυτῶν ἱστορία, neun Bücher) und „Ueber die Ursachen der Pflanzen“ (Θεοφραστοω περὶ αἰτῶν φυτικῶν, sechs Bücher) oder sachlich richtiger übersetzt: „Ueber die Ursachen des Pflanzenlebens“. In den ersten sechs Büchern werden 455 Pflanzen genannt. Zumeist griechische; aber auch andere, deren Aufführung auf ältere egyptische Pflanzenkenntnisse hinweist, und wieder andere, deren Producte den Griechen durch den Handel zukamen, die aber dem Autor durch eigene Anschauung nicht bekannt waren. Ferner zählte er die Theile der Pflanzen auf, betrachtete den Samen als „Ei“ der Pflanze; die Beziehung der Blüthe zum Samen blieb ihm unbekannt. Wie Aristoteles, theilte er die Pflanzen in Bäume, Kräuter und Sträucher ein, fügte aber noch eine vierte Gruppe, Stauden, bei, und unterschied in jeder dieser vier Abtheilungen zahme (cultivirte) und wilde Gewächse. Die Beschreibungen der Pflanzen erscheinen uns wohl sehr mangelhaft, da die Bedeutung der Blüthe für die Classification von Theophrast noch nicht erkannt wurde. In dem zweiten Buche behandelt der Autor die Vermehrung der

Pflanzen durch besondere Organe (Samen, Zwiebeln etc.), durch ausschwitzenden Saft („Thränen") und durch Urzeugung, welche selbst für manche Baumart angenommen wird, ferner die Cultur der Getreidearten, „Kranzpflanzen" (Ziergewächse), Gemüse, wobei des Pflügens, Düngens und des Einflusses der Witterung auf die Pflanzen, des Geruches und Geschmackes der Pflanzen gedacht wird etc.

Die Anfänge der Botanik, namentlich der beschreibenden, liegen allerdings in den genannten Schriften. Es wäre aber zu viel gesagt, wenn man auch den Ursprung der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, wie dies mehrfach geschehen ist, dort annehmen wollte. Denn Alles, was über den inneren Bau der Pflanzen in diesen Schriften gesagt wird, ist so mangelhaft, dass die Späteren daran nicht anknüpfen konnten; was aber über Keimung, Wachsthum und andere Lebensprocesse vorkommt, geht im Thatsächlichen über die Erfahrungen der damaligen Landwirthe und Gärtner nicht hinaus und hat sich im Erklärenden, wegen Mangels an der einzig richtigen (inductiven) Methode, als so unfruchtbar erwiesen, dass die wahren Begründer der Physiologie damit nichts anfangen konnten.

So sehr sich Aristoteles und Theophrast in der Auffassung der Gestaltsverhältnisse der Pflanzen über ihre Vorgänger erhoben hatten, indem sie durch die unmittelbare Anschauung sich mehr als jene leiten liessen, so wenig schritten sie im erklärenden Theile der naturwissenschaftlichen Forschung vor, da sie die Bedeutung der Beobachtung und überhaupt der Thatsache für die sogenannte Speculation wohl betonten, aber in Wirklichkeit doch nicht consequent anwendeten, vielmehr im Geiste der älteren griechischen Denker über die Erscheinungen philosophirten, wie durch folgende Beispiele erläutert werden soll.

Es zeugt für die hohe Beobachtungsgabe des Aristoteles, dass er auf die Kreisform der hellen Stellen im Schatten der Bäume hinwies und erkannte, dass diese Stellen nicht den ganz unregelmässigen zwischen dem Laube freibleibenden, d. i. den Sonnenstrahlen ungehinderten Zutritt gestattenden Hohlräumen entsprechen, sondern auf andere Weise zu Stande kommen müssen. An der Hand der Beobachtungen fortschreitend, hätte er finden müssen, dass diese hellen Kreise Sonnenbilder sind, deren Zustandekommen aus der geradlinigen Richtung der Lichtstrahlen sich ebenso verständlich als sicher ableiten lässt. Er ver-

lässt aber nach scharfsinniger Auffindung einer Thatsache, die trotz ihrer Häufigkeit bis dahin wahrscheinlich allen Menschen entgangen war, den sicheren Pfad der Beobachtung und erklärt das Phänomen durch eine ganz aus der Luft gegriffene Annahme, durch die Circularnatur des Sonnenlichtes. Natürlich fallen seine Erklärungen physiologischer Erscheinungen, die im Vergleiche zu physikalischen immer complicirter sind, noch weniger glücklich aus. Folgende Stellen aus den aristotelischen Schriften mögen zur Charakterisirung seiner pflanzenphysiologischen Auffassungen dienen: „Die Grundlagen der Körper — heisst es (Meteoror. IV, cap. 4; nach Wimmer's Uebertragung in's Lateinische) — sind die einfachen Körper, nämlich das Feuchte und das Trockene; andere Körper sind gemischt aus diesen, und wovon sie mehr enthalten, dessen Natur haben sie umso mehr, so dass einige mehr die des Feuchten, andere mehr die des Trockenen haben. Ganz besonders aber wird den Elementen der Erde das Trockene, dem Wasser das Feuchte zugeschrieben.“ Sodann (de respiratione, cap. 13): „Wenn das Feuchte und Trockene die Materie aller Körper ist, so werden begreiflicherweise die aus Feuchtem und Kaltem bestehenden an feuchten Orten, und wenn sie kalt sind, im Kalten, die aus Trockenem bestehenden im Trockenen sein. Daher wachsen die Bäume nicht im Wasser, sondern auf dem Lande“ [261]).

Unter den Werken des griechischen Alterthums hat keines in der Folge eine solche Wirkung ausgeübt, als die „*Materia medica*“. (Περὶ ὕλης ἰατρικῆς) des Dioskorides [262]), welcher im ersten Jahrhundert unserer Zeitrechnung zu Anazarbos (jetzt Anavarza) in Cilicien geboren wurde. Dieses Werk enthält die Namen und theilweise auch Beschreibungen von circa 600 Arzneigewächsen und bildete — neben der Naturgeschichte des älteren Plinius — durch mehr als anderthalb Jahrtausende die Grundlage der Botanik und Arzneimittellehre, was diese grosse Stillstandsperiode für uns genügend charakterisirt. Die Schriften beider Autoren sind indess hauptsächlich nur Compilationen und stehen an innerem Gehalt gegen die Werke des Aristoteles und Theophrast zurück. Namentlich in der „*Materia medica*“ tritt das rein Botanische gegen die Angaben über Heilkraft der Pflanzentheile und deren zweckmässigste Einsammlung und Verwendung in den Hintergrund.

6. Zur Zeit des Wiedererwachens der Wissenschaften galt Dioskorides noch als bedeutendste botanische Autorität, und

die ältesten deutschen Botaniker, Otto Brunfels (gest. 1534; das Geburtsjahr ist unsicher) und Hieron. Bock (Tragus; 1498 bis 1554) versuchten die von ihnen gefundenen Pflanzen mit den Beschreibungen des Dioskorides in Einklang zu bringen. Die von diesen Autoren gegebenen Pflanzenbeschreibungen waren aber bereits viel vollkommener als die der genannten griechischen Schriftsteller. Sie hielten aber gleich ihren italienischen Zeitgenossen an der lähmenden Ansicht fest, dass die von ihnen aufgefundenen Gewächse in der „*Materia medica*“ des Dioskorides zu finden sein müssten. Dieses Vorurtheil konnte nicht lange bestehen, denn es häufte sich die Zahl der durch Beschreibung und Abbildung fixirten Pflanzenarten immer mehr und mehr. Vornehmlich in Italien und in Deutschland traten Männer auf, welche entgegen der herrschenden Meinung die Ansicht begründeten, dass bei weitem nicht alle existirenden Pflanzenarten im Dioskorides enthalten seien, und dass man, um im Gebiete der Botanik fortzuschreiten, auf eigene Beobachtungen sich verlegen müsse; dies war die erste sichtbare Wirkung des Wiedererwachens der Wissenschaften im Bereiche der Botanik. Die ersten Bekämpfer des alten Irrthums waren Enricius Cordus (gest. 1534 zu Bremen), Antonio Brasavola (gest. zu Ferrara 1555) und Bartolomeo Maranta (gest. zu Pisa 1556). Um diese Zeit haben sich um die Vermehrung der Pflanzenkenntniss besonders verdient gemacht: Mathioli (gest. 1577 zu Trient), Caesalpinus (geb. 1519, gest. 1603 zu Rom), Charles de l'Ecluse (Clusius, der beste Pflanzenbeschreiber seiner Zeit; geb. zu Artois 1526, gest. 1609 zu Leiden), Johann Bauhin (1541 bis 1613) und dessen Bruder Kaspar (1560 bis 1640), beide zu Basel geboren.

7. Aus der Reihe dieser Botaniker ragt am meisten Caesalpinus hervor. Sein hoher Geist begriff die erwachende inductive Forschungsrichtung besser als alle damaligen Botaniker; ihm war es daher vorbehalten, die Epoche der systematischen Botanik zu inauguriren. Seine Vorgänger versuchten wohl eine Uebersicht über die bekannten Gewächse zu gewinnen. Allein alle derartigen Versuche lassen wohl hier und dort eine Ahnung des Zusammenhanges der Pflanzenformen erkennen und erheben sich jedenfalls über die oben mitgetheilte naive Eintheilung des Theophrast; aber Caesalpin fand in den Fructifications-Organen, in den Früchten und Samen so viele Merkmale zur Zusammenfassung der Gattungen, dass es ihm gelang, ein das ganze Gewächsreich,

auch die Kryptogamen in sich einschliessendes System aufzustellen. War dasselbe auch nur ein blos auf einzelne Merkmale gestütztes, also künstliches, so tritt uns in demselben bereits eine Reihe natürlicher Gruppen entgegen, so, um die heutigen Namen zu gebrauchen, die Leguminosen (Caesalpin's „*Legumina*"), die Umbelliferen („*Genus ferulaceum*"), die Compositen („*Anthemides*") etc. — Man sieht, dass auch die Anfänge eines natürlichen Systems in Caesalpin's Eintheilung zu finden sind. Nicht nur durch diese epochemachende Leistung, durch die Begründung des Pflanzensystems, durch die ganze Behandlung der Botanik erhob er sich über alle Botaniker seiner Zeit und hat auf die späteren einen weitaus grösseren Einfluss ausgeübt als diese, da er sich im Wesentlichen von den damals noch vielfach herrschenden aristotelischen Lehren freizumachen und im Geiste der inductiven Forschung vorzugehen verstand, wie sein System und seine Zusammenfassung der Pflanzen in natürliche Gruppen, wie wir heute sagen in Familien, am besten lehren. Dies verdient in dieser historischen Skizze umsomehr hervorgehoben zu werden, als Caesalpin von den meisten Historikern als Aristoteliker hingestellt wird*). Allein nur dessen Vorzüge, besonders die scharfe Logik machte er sich zu eigen. Durch seinen Ausspruch: „Wie soll man das verstehen, dass wir, wie Aristoteles fordert, nur von den Universalien zu den Particularien übergehen dürfen, da doch die Particularien uns viel besser bekannt sind," schied er sich von den Aristotelikern und bekannte sich zu den Ideen der modernen (inductiven) Naturforschung, deren Eigenart und Bedeutung bald nach ihm durch Baco von Verulam (1561 bis 1626) verkündet wurde.

8. Die Methode der Pflanzenbeschreibung war nun so weit ausgebildet, dass eine Vermehrung des botanischen Schatzes durch Aufstellung neuer Arten sich leicht durchführen liess, umsomehr, als durch nach allen Ländern der Erde hin unternommene botanische Entdeckungsreisen ein grosses Materiale herbeigeschafft wurde. Es seien aus jener Zeit an Werken über aussereuropäische Pflanzen genannt: „*Hortus malabaricus*" von Rheede (1635 bis 1691), „*Herbarium amboinense*" von Rumph (1637 bis 1706), E. Kämpfer's bekannte, an botanischen Entdeckungen reichen

---

*) Selbst noch von neueren Autoren, z. B. von Sachs (s. dessen Geschichte der Botanik, p. 6 und p. 13).

Werke über die von diesem Autor (1683 bis 1693) unternommenen Reisen nach Arabien, Ceylon, Java, Japan etc. Am Ende des siebzehnten Jahrhunderts war bereits eine ausserordentlich grosse Zahl von Pflanzen beschrieben worden, und der Engländer Ray (Rajus; 1628 bis 1705) zählt in seiner systematischen Uebersicht des Gewächsreiches bereits 20.000 Pflanzen auf, welche von seinem jüngeren Zeitgenossen Tournefort (1656 bis 1708), dem bedeutendsten Botaniker seiner Zeit, auf die Hälfte reducirt wurden. Diese starke Reduction ist auf dieses Forschers genauere Pflanzenkenntniss und auf seine kritische Behandlung der Literatur zu stellen. Er erkannte, dass viele Pflanzenarten doppelt und mehrfach beschrieben und von seinen Vorgängern für verschiedene Species gehalten wurden.

Aber selbst Tournefort konnte die bis dahin beschriebenen Pflanzenarten bei weitem noch nicht vollkommen beherrschen; da weder die damalige Terminologie der Organe, noch die Nomenclatur, noch das von ihm aufgestellte System des Gewächsreiches hiezu ausreichten.

9. Erst der grosse schwedische Naturforscher C. v. Linné (geb. zu Rashult 1707, gest. zu Upsala 1778) führte mit durchdringendem Scharfsinn und mit bewundernswürdigem Tacte eine Reform der descriptiven Naturgeschichte durch, deren Wirkungen auf diesem Gebiete auch heute noch überall zu fühlen sind. Die vorlinnéische Terminologie bildete ein Chaos unbestimmter Ausdrücke; Linné führte zur Präcisirung der Organe klare, nicht zu missdeutende Begriffe ein und fixirte dieselben durch gute, auch heute noch gebrauchte Ausdrücke. Die Nomenclatur war dringend einer Vereinfachung und vor Allem einer Zurückführung auf ein einheitliches Princip bedürftig. Ein Botaniker gab den Pflanzen triviale, ein Anderer wieder durch kurze Diagnosen ausgedrückte Gattungsnamen, wodurch vielerlei Verwirrung entstand. Linné verwarf zwar nicht die Trivialnamen, stellte sie aber in zweite Linie und forderte vor Allem einheitliche wissenschaftliche Bezeichnungen; er brachte zuerst Speciesnamen in Anwendung, verwendete auf diese stets nur ein Wort und gebrauchte zur Gattungsbezeichnung gleichfalls nur ein Wort. So wurde von ihm die gelbe Gartenrose, welche bis dahin „*Rosa aculeata, foliis odoratis subtus rubiginosis*“ genannt wurde, als *Rosa eglanteria* bezeichnet. Diese Nomenclatur fand rasch Eingang und hat sich bis auf den heutigen Tag als zweckmässig erwiesen.

Sein bekanntes „Sexualsystem" hat nicht minder dazu beigetragen, Ordnung und Uebersicht in das beschriebene Pflanzenmateriale zu bringen und neu aufgefundene Pflanzenarten einordnen zu können; dasselbe war allerdings ein künstliches, unterschied sich aber auf das Vortheilhafteste von den zur Geltung gelangten Systemen von Ray, Tournefort und Anderen. Diese nahmen bei der Bildung der Unterabtheilungen nur auf einzelne Organe Rücksicht. So war Tournefort, wie sich Linné ausdrückte, Corollist, da er auf die Ausbildung der Corolle das Hauptgewicht legte, ein Anderer, z. B. Hermann, welcher die Kennzeichen der Frucht zur Eintheilung heranzog, Fructicist. Linné benutzte hingegen zur Bildung der Classen und Ordnungen die Geschlechtsorgane, welche ja viel wesentlichere Bestandtheile der Gewächse als das Perianth bilden und viel bessere und leichter fassbare Kennzeichen darbieten als die Früchte. Das Linné'sche System fand wegen seiner Brauchbarkeit bald allgemeinen Eingang und hat auch heute noch einen didaktischen Werth. Obgleich Linné die Pflanzen noch schärfer charakterisirte als Tournefort und thatsächlich mehr Pflanzen kannte und beschrieb als dieser, so sank unter seiner Bearbeitung die Zahl der bekannten Pflanzen noch tiefer als unter Tournefort, nämlich auf circa 8000.

Linné erkannte wohl die Wichtigkeit eines natürlichen Systems, lieferte dazu auch Beiträge, ohne aber sich und seiner Zeit die Schaffung eines solchen zuzutrauen. Da es sich ihm hauptsächlich um ein klares, einfaches Schema handelte, dem alle Pflanzen sich leicht und sicher unterordnen lassen, so gab er sich mit seinem künstlichen Sexualsystem zufrieden.

Im Bereiche der descriptiven und systematischen Botanik hat kein Forscher bisher eine grössere Wirkung ausgeübt als Linné. Man hat ihn oft auch den grössten aller bisherigen Botaniker genannt, worin doch wohl eine Uebertreibung liegt; denn über die Grenzen der auf blosse Beschreibung gestützten Systematik hinaus hat er sich keineswegs als grosser Forscher gezeigt. Er hat weder die Bedeutung seiner Vorgänger auf dem Gebiete der Anatomie und Physiologie begriffen, noch selbst irgend welche diese Gebiete betreffende Entdeckungen gemacht. Seine Erklärung der Lebenserscheinungen missglückte, da er der mikroskopischen Untersuchung abhold war, den mikroskopischen Bildern nicht einmal Zutrauen schenkte und in jene strengeren Doctrinen, ohne

welche jede physiologische Forschung unmöglich ist, nicht eingeweiht war. Darum gingen alle seine Leistungen in der Beschreibung auf; die Kraft und Sicherheit aber, mit der er sein Ziel verfolgte, zog fast alle zeitgenössischen Botaniker mit, und so kam es, dass die empirische Systematik die Anfänge aller tieferen Forschungen auf dem Gebiete der Botanik überwucherte.

10. Wir verlassen nun einstweilen die Systematik, um die Entwicklung der Anatomie und Physiologie der Pflanzen historisch zu verfolgen. Es wurde schon oben (p. 260) gezeigt, dass diese botanischen Wissenszweige erst in unserer inductiven Forschungsepoche entstehen und sich entwickeln konnten.

Etwa ein halbes Jahrhundert nach Erfindung des zusammengesetzten Mikroskopes durch Hans und Zacharias Janssen (1590) wurden auch die ersten phytotomischen Untersuchungen angestellt, und zwar durch den Engländer Rob. Hooke, welcher selbst zur Verbesserung dieses Instrumentes beitrug. Er war es, der zuerst Pflanzenzellen gesehen, und er beschrieb dieselben (Zellen des Korkes, des Hollundermarkes etc.) in seiner im Jahre 1667 erschienenen „Mikrographia". Als die eigentlichen grundlegenden Arbeiten über Pflanzenanatomie sind aber erst die Werke des Italieners Marc. Malpighi (geb. 1628, gest. 1698) und des Briten Nehemiah Grew (wahrscheinlich 1628 geb., gest. 1711) zu betrachten. Die „*Anatome plantarum*" (1675) des Ersteren enthält die Entdeckung der Gefässe, welche nach des Autors Ansicht neben Bläschen (Zellen) und Fasern die Pflanzengewebe aufbauen. An der Rinde werden die äusseren todten, absterbenden und später abfallenden von den inneren lebenden unterschieden; im Holze der senkrechte Verlauf der Holzfasern und Gefässe und der radialquere des Markstrahlengewebes nachgewiesen. Malpighi beschrieb den Bau des Markes, den senkrechten Verlauf der Gefässbündel am Stamme und deren Verbindung mit den Blättern. Grew's Werk („*The anatomy of plants*" 1682) enthielt im Wesentlichen die gleichen Auffindungen, zum Theile auf seines Vorgängers Angaben gestützt, aber vielfach durch neue Beobachtungen erweitert. So hat er die Gefässe viel vollständiger als Malpighi beschrieben, auf ihren Luftgehalt hingewiesen, die Structur der Wand genauer beobachtet u. s. w. Er unterschied die faserigen Gewebe von dem Parenchym*) u. s. w.

*) Dieser heute noch gebräuchliche Ausdruck rührt von Grew her.

Ein hervorragender Zeitgenosse beider, der holländische Naturforscher Leeuwenhoek, hat gleichfalls Beiträge zur Pflanzenanatomie geliefert. Er wies die Organisation des Pollens, der Stärke und der Hefe nach, entdeckte die Krystalle in den Pflanzenzellen u. s. w.

Die grundlegenden anatomischen Arbeiten der genannten Forscher geriethen in Vergessenheit, bis erst nach etwa einem Jahrhundert K. Chr. Wolff in seiner „*Theoria generationis*“ (1759) den inneren Bau der Pflanzen des Prüfens werth fand. Seine Vorstellungen über den inneren Bau der Pflanzen entsprachen wenig den thatsächlichen Verhältnissen; er nahm an, dass die erste Anlage der Organe eine sulzige Masse bilde, in welcher erst später Poren entstehen, welche den zelligen Charakter der Gewebe bedingen. Einige spätere Anatomen folgten allerdings seiner Ansicht; die bedeutenden knüpften aber an die viel richtigeren Beobachtungen und naturgemässen Deutungen der beiden oben genannten Begründer der Phytotomie an.

11. Nach abermaliger, diesmal kürzerer Unterbrechung, fasste endlich die phytotomische Forschung festen Fuss. Die Ursache, weshalb diese für alle anderen botanischen Disciplinen so wichtige Richtung so langsam und erst nach mehrmaliger Unterbrechung unter den Botanikern Eingang fand, liegt darin, dass deren Begründung gar nicht von Botanikern ausging. Hooke war Physiker, Malpighi Arzt und Anatom, Wolff Arzt und Philosoph, Leeuwenhoek Mikroskopiker, und auch Grew, der sich fast ausschliesslich mit Pflanzenanatomie beschäftigte, kann nicht als Botaniker im Sinne seiner Zeit angesehen werden. Dazu kam noch, dass sich für die Botaniker des achtzehnten Jahrhunderts in der Pflanzenbeschreibung ein so ergiebiges und leicht mit lohnendem Erfolge zu bebauendes Feld der Thätigkeit eröffnete, dass sie von allen anderen tieferen Arbeiten abgelenkt wurden.

Am Ende des vorigen und am Anfange dieses Jahrhunderts wurde die Anatomie von Hedwig, einem Siebenbürger Sachsen, der sich auch um die Kenntniss der Moose grosse Verdienste erwarb, ferner von dem Franzosen Mirbel (Brisseau-Mirbel), dem Italiener Amici, den Deutschen Moldenhawer, Link („Grundlehre der Anatomie und Physiologie der Pflanzen“, 1807), L. C. Treviranus („Vom inwendigen Bau der Gewächse“,

1806) und Rudolphi („Anatomie der Pflanzen“, 1807), gepflegt. Neben vielen Irrthümern, welche in der Neuheit und Schwierigkeit des Gegenstandes, in der Unvollkommenheit der Mikroskope ihre Erklärung finden, wurden doch Fortschritte im feinen Bau der Zelle, besonders in der Kenntniss der Zellformen gemacht, viele Gewebearten gut charakterisirt und auch manche für die damalige Zeit schwierige Frage richtig gelöst. So wurde beispielsweise der Bau der Spaltöffnungen richtig gedeutet (Amici und Treviranus), die Intercellulargänge im Parenchym nachgewiesen (Treviranus), die Harzgänge der Coniferen gut beschrieben (Moldenhawer) u. s. w.

In dem folgenden in die Gegenwart hinüberleitenden Zeitraum haben an dem Aufbaue der Anatomie H. v. Mohl (geb. 1805, gest. 1872) und Nägeli (geb. 1817, jetzt Professor in München) den werkthätigsten Antheil genommen. Mohl erkannte zuerst die organisirte Natur des Protoplasma (dieser nunmehr auch von den Zoologen gebrauchte Ausdruck rührt von ihm her), entdeckte den Primordialschlauch, wies zuerst das Gesetz von der Einheit im inneren Bau der Gewächse nach, indem er zeigte, dass die bis dahin angenommenen dreierlei Elementarorgane (Gefässe, Bläschen und Fasern) im Wesentlichen „Zellen“ sind oder aus solchen hervorgehen. Mohl hat sich durch die nüchterne Art seiner durchwegs von dem höchsten Beobachtungstalent zeugenden Forschung grosse Verdienste erworben, indem er so am wirksamsten der unter den Botanikern eingerissenen naturphilosophischen Speculation entgegentrat. Nägeli's phytotomische Hauptverdienste bilden die Entdeckungen der freien Zellbildung, die Studien über die Entwicklung der Zellen, über die Structur und das Wachsthum der Zellhaut und der Stärkehörner, über den Verlauf der Gefässbündel. Beide Forscher lenkten, hauptsächlich angeregt durch die ersten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Rob. Brown's, die Aufmerksamkeit auf die Entstehung und Entwicklung der Zellen, Inhaltsstoffe der Zellen und der Gewebe, und gerade dadurch konnte es gelingen, der Anatomie jene tiefere Begründung zu geben, durch welche sich die durch Mohl inaugurirte Periode der anatomischen Forschung auszeichnet. Die heutigen im ersten Bande vorgetragenen anatomischen Kenntnisse und Anschauungen sind in erster Linie diesen beiden Forschern, ferner, abgesehen von den Ergebnissen der neuesten Zeit, haupt-

sächlich den Entdeckungen von Schacht, Unger und Th. Hartig zu danken.

12. Aus unseren eigenen Lebenserfahrungen können wir unmittelbar auf die Functionen vieler Organe der Thiere schliessen. Räthselhafter steht uns das Gewächsreich gegenüber; der mehr passive Charakter der Pflanzen, die Langsamkeit und Unmerklichkeit, mit welcher sich ihre Lebensprocesse vollziehen, bringen es mit sich, dass die Erforschung ihres Lebens nur an der Hand des Experimentes möglich ist. Die Erklärung der Lebensvorgänge ist selbstverständlich gleichfalls ohne fortwährende durch das Experiment gestützte Beobachtungen nicht zu erzielen; deshalb war im Alterthume und in der neueren Zeit vor Besiegung der Scholastik durch die inductive Forschungsrichtung die Pflanzenphysiologie unmöglich.

Einzelne Anfänge: praktische Erfahrungen, hypothetische Erläuterungen bekannter Erscheinungen, Vermuthungen über die Function der Organe u. dgl. treten uns wohl schon vor der inductiven Epoche entgegen, wie manche Stelle bei Aristoteles und Theophrast und später bei Caesalpin und anderen älteren Botanikern erkennen lässt. Bald nach Beginn der inductiven Epoche wurde durch Harvey's Experimente der Blutkreislauf entdeckt (1616 bis 1618) und damit der Grund zur experimentellen Thierphysiologie gelegt. Beträchtlich später (1691 bis 1698) wurden die ersten erfolgreichen pflanzenphysiologischen Experimente angestellt, nämlich die Versuche über die Sexualität der Pflanzen durch R. J. Camerarius, welche die Nothwendigkeit des Pollens bei Erzeugung der Samen bewiesen. So wichtig dies Resultat in allgemein botanischer Hinsicht war, so wenig konnte es wegen der uns auch heute noch unbesiegbar erscheinenden Schwierigkeit, die Zeugungsvorgänge mechanisch zu deuten, der physiologischen Forschung Nahrung geben; desto mehr Anregungen gaben des Camerarius Entdeckungen, wie wir sehen werden, nach morphologischer und später nach biologischer Richtung.

Der grosse Physiker Mariotte, ein Zeitgenosse des Camerarius, stellte wohl in methodischer Beziehung vortreffliche Versuche mit Pflanzen an (er zeigte u. a., dass saftige unter Stürzen aufgestellte Pflanzen Wasser in Dampfform ausscheiden, welches sich bei Abkühlung in Tropfenform niederschlägt, dass der Saft in den Pflanzen oft unter einem beträchtlichen Drucke

steht); doch hielten sich dieselben nur in den Grenzen gelegentlicher Beobachtungen, so dass auch sie keine tiefere Wirkung ausüben konnten. Auch das, was die Begründer der Anatomie über die Function der von ihnen entdeckten Zellen, Fasern, Gefässe und Gewebe aussagten, war nicht auf der wahren Grundlage der Physiologie, dem Experiment, aufgebaut, so dass es nicht zur Wurzel der wissenschaftlichen Pflanzenphysiologie werden konnte.

Als Begründer dieser Wissenschaft kann Niemand anderer als der Engländer Stephen Hales (geb. 1677, gest. 1761) angesehen werden, welcher in seinem Werke „*Vegetable statics*“ (1727), auf welches die Späteren immer wieder zurückkommen mussten, und dessen Einfluss sich bis auf die heutigen Tage erstreckt, den Grund zur Pflanzenphysiologie legte. Das genannte Werk beschäftigt sich hauptsächlich mit der Bewegung der Säfte in den Pflanzen. Hales wies in demselben den aufsteigenden Wasserstrom im Holze nach, entdeckte und mass die Wurzelkraft und die Grösse der Transspiration, constatirte die Mitwirkung dieser und des Luftdruckes bei der Wasserströmung, griff aber auch erfolgreich in andere Fragen des Pflanzenlebens ein. So stellte er z. B. Versuche über das Wachsthum der Pflanzenorgane an und erfand dazu die im Wesentlichen auch heute noch benützte Markirungsmethode. Durch die physikalische Auffassung der physiologischen Probleme und durch die Exactheit der angewendeten Methode wurde Hales ein Vorbild für alle seine Nachfolger. Die Denkweise der grossen Astronomen und Physiker seiner Zeit durchdrang auch ihn; auch er hatte den Geist der inductiven Forschung erfasst und alle seine Untersuchungen mit so viel Kraft, Ausdauer und Erfolg durchgeführt, dass auch er den Mitbegründern der heutigen Naturwissenschaft zugezählt zu werden verdient.

Seine fundamentalen pflanzenphysiologischen Entdeckungen verfielen indess einem ähnlichen Schicksal wie die nicht minder bedeutenden phytotomischen des Malpighi und Grew; sie wirkten nicht unmittelbar weiter und am wenigsten unter den Botanikern, welche damals zu sehr mit der Beschreibung der Pflanzen beschäftigt waren, um den strengeren botanischen Forschungen, den anatomischen und physiologischen, folgen zu können. Wie die Anatomie, so ging auch die Physiologie der Pflanzen von keinem Botaniker im Sinne der damaligen Zeit aus; denn Hales war Physiker und Chemiker und trat als solcher an die Probleme der Physiologie heran.

13. Hatten die Untersuchungen Hales' die physikalische Richtung der Pflanzenphysiologie eingeleitet, so wurde noch in demselben Jahrhundert durch die Beobachtungen von Pristley (geb. 1733, gest. 1804) und besonders durch A. Ingenhouss (geb. 1730, gest. 1799) der Grund zur chemischen Richtung dieses Gebietes gelegt. Sowohl der Erstere, bekanntlich der Entdecker des Sauerstoffes, als später noch auf genauere Weise Ingenhouss constatirten, dass die grüne Pflanze Kohlensäure aufnimmt und im Sonnenlichte Sauerstoff ausscheidet. Diese wichtigen Entdeckungen veranlassten anfangs die unrichtige Auffassung, dass die Athmung der Pflanzen ein der thierischen Respiration entgegengesetzter Vorgang sei, bei welchem die von dem Thiere ausgehauchte Kohlensäure ein- und der den Thieren zur Athmung nöthige Sauerstoff ausgeathmet werde. Aber schon die Beobachtungen von Ingenhouss, noch mehr aber die bereits im Geiste Lavoisier's von Th. de Saussure (geb. 1767, gest. 1845) durchgeführten exacten Experimente lehrten, dass die Pflanze fortwährend in demselben Sinne wie das Thier athmet, nämlich Sauerstoff ein- und Kohlensäure ausathmet, die Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffausscheidung hingegen einem von der Athmung völlig verschiedenen Processe angehört, bei welchem organische Substanz producirt wird.

Zwischen diese fundamentalen physikalischen und chemischen Arbeiten fällt die Veröffentlichung zweier pflanzenphysiologischer Werke, des Buches *„La physique des arbres"* von Duhamel (geb. 1700, gest. 1781) und der Schrift: *„Recherches sur l'usage des feuilles"* von Bonnet (geb. 1720, gest. 1793), welche an Tiefe und Gründlichkeit allerdings gegen die *„Statical essays"* zurückstehen, aber doch durch die Fülle neuer Beobachtungen und Resultate den damals noch sehr ärmlichen physiologischen Wissensschatz vermehrten. Es gilt dies namentlich für das erstgenannte Werk, welches die Keimung, das Wachsthum, die Richtung der Pflanzentheile, Transspiration, Saftbewegung in so klarer und umfassender Weise behandelt, dass es vielfach zum Ausgangspunkt späterer Untersuchungen wurde. Unter Anderem bewies Duhamel, dass man Landpflanzen, selbst Holzgewächse, im Wasser erziehen könne, und legte damit den Grund zu der freilich erst ein Jahrhundert später zur Aufnahme gekommenen Wasserculturmethode.

Unter den Forschern, welche im vorigen Jahrhundert an der Begründung der Pflanzenphysiologie Antheil nahmen, verdient auch Senebier (geb. 1742, gest. 1809) genannt zu werden, welcher in seiner „*Physiologie végétale*“ sowohl die chemische als die physikalische Methode anwendete und namentlich viel zur Kenntniss des Einflusses, den das Licht auf die Ernährung und das Wachsthum der Pflanzen ausübt, beitrug. Die von ihm zum erstenmale angewendeten doppelwandigen, mit farbigen Flüssigkeiten gefüllten Glasglocken (Senebier'sche Glocken) zur Prüfung der Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und den physiologischen Effecten, sind heute noch in Gebrauch.

14. Die Begründung der Pflanzenphysiologie erfolgte, wie wir gesehen haben, nicht durch Botaniker, sondern durch Physiker und Chemiker; es haben überhaupt, abgesehen von der neueren Zeit, Physiker, Chemiker und Thierphysiologen, obgleich sie sonst keine weiteren Beziehungen zur Botanik hatten, mehr als die Botaniker selbst zur Förderung dieser Wissenschaft beigetragen. Dies ist wohl der Hauptgrund, warum die Pflanzenphysiologie gleich der Phytotomie relativ spät in die Botanik Eingang gefunden und auf die anderen botanischen Wissenszweige so wenig gewirkt hat. Erst mit Beginn dieses Jahrhunderts fügte sich die Anatomie und viel später, genau genommen wohl erst ein halbes Jahrhundert später, die Physiologie der Pflanzen in das Gesammtgebiet der Botanik ein, und erst von diesem Zeitpunkte an datirt die ununterbrochene Weiterentwicklung beider Disciplinen.

Um den Einfluss der Nichtbotaniker und der Botaniker auf die Entwicklung der Pflanzenphysiologie anschaulich zu machen, mögen folgende Daten dienen:

Der Engländer Knight (geb. 1758, gest. 1838), Cultivateur auf landwirthschaftlichem und gärtnerischem Gebiete, entdeckte den Geotropismus und negativen Heliotropismus. Dutrochet, Physiker, Phytotom und Physiolog, entdeckte die Endos- und Exosmose und bot damit wichtige Handhaben zur Erklärung thier- und pflanzenphysiologischer Erscheinungen, so, um nur von den letzteren zu sprechen, der Saftbewegung und des Wachsthums der Pflanzenorgane. Durch Wöhler's Darstellung des Harnstoffes aus den Elementen — der ersten Synthese organischer Substanzen — fiel der Satz, dass die Pflanze vermöge der Lebenskraft die organische Substanz erzeuge, und damit die Lebenskraft überhaupt. Liebig und Boussingault stürzen die Humus-

theorie und bewiesen, unterstützt durch die Entdeckungen von Wigmann und Polsdorff (I. Bd. 1, p. 175) die Bedeutung der Mineralsubstanzen für die Pflanzenentwicklung. Neben den Forschungen dieser vier Chemiker stehen die in pflanzenphysiologischer Beziehung nicht minder wichtigen Arbeiten des Thierphysiologen Brücke über die mechanischen Vorgänge bei den Reizbewegungen der *Mimosa pudica*, der ersten streng wissenschaftlichen Untersuchung über receptive Bewegungen im Pflanzenreiche und über das Thränen des Rebstockes.

Ausserdem haben in diesem Zeitraume die Botaniker Aug. Pyr. De Candolle, H. v. Mohl und Unger, die Alle auch auf anderen botanischen Gebieten fördernd und umgestaltend wirkten, viel zur Ausbildung der Pflanzenphysiologie beigetragen.

Die damals erschienenen allgemein botanischen Werke behandelten allerdings auch die Pflanzenphysiologie, aber zumeist nur mit so geringer Selbständigkeit, dass von jener belebenden Wirkung, welche die Physiologie auf die anderen Zweige der botanischen Forschung zu üben berufen ist, nichts zu verspüren war.

15. Die Fortschritte in der Kenntniss der Pflanzenformen machte selbstverständlich eine genauere Präcisirung der Organformen nothwendig. Anfangs nur den Zwecken der Pflanzenbeschreibung dienend, wurden diese „terminologischen“ Bestrebungen doch zum Ausgangspunkt der Organographie, welche in ihren ersten Entwicklungsphasen einen rein beschreibenden Charakter an sich trug, um unter dem Einflusse von Goethe's Metamorphosenlehre einer nur schwach gestützten Speculation zu verfallen. Die in dieser und verwandten Lehren auftretenden Speculationen gaben den Anlass zu der bis in unsere Zeit hineinreichenden systematischen Morphologie, deren Hauptaufgabe in der Zurückführung der Organe auf bestimmte Grundglieder besteht.

Wie der Engländer Hales durch strenge Befolgung der inductiven Methode die wissenschaftliche Pflanzenphysiologie in's Leben rief, so legte sein Landsmann Rob. Brown (geb. 1773, gest. 1858) auf demselben Wege zu einer wissenschaftlichen Organographie den Grund. Die Einführung der Entwicklungsgeschichte in die Botanik ist sein Werk, und damit inaugurirte er nicht nur für die Organographie und für die Morphologie überhaupt (also auch für die Anatomie), sondern auch für die Systematik eine neue Epoche. Auf allen diesen Gebieten hat er

auch durch grosse Entdeckungen förderlich gewirkt. Er entdeckte, um einstweilen nur über seine wichtigsten morphologischen Forschungen zu sprechen, den Zellkern, die Theile und die Entwicklung der Samenknospen, beobachtete das Eindringen des Pollenschlauches in die Mikropyle, wies den Unterschied von Perisperm und Endosperm und durch Entdeckung der Corpuscula den Unterschied zwischen der Samenknospe der Angiospermen und jener der Gymnospermen entwicklungsgeschichtlich nach, u. s. w.

Rob. Brown's Entdeckungen übten auf die hervorragendsten deutschen Botaniker eine mächtige Wirkung aus und leiteten Mohl auf das Studium der Entwicklung der Zelle, Nägeli aber nicht nur auf anatomischem, sondern auch auf allen anderen morphologischen Gebieten zum Studium der Entwicklungsgeschichte.

Viele verdienstvolle aber weniger begabte deutsche Botaniker wurden von der naturphilosophischen Strömung fortgerissen und hemmten durch zu geringe Beachtung der Thatsachen, durch vorschnelle und zumeist geist- und kritiklose, oft phantastische Abstraction den Fortschritt, so Kieser (1779 bis 1862), Ch. G. Nees von Esenbeck (geb. 1776, gest. 1858) u. A.

Auf welche Abwege diese leeren Speculationen führten, und wie sehr sie im Gegensatze zur inductiven Richtung die Denkweise der Botaniker verkehrte, ist in der gegenwärtigen Periode gar nicht mehr zu verspüren und dessen zu gedenken wäre auch nicht der Rede werth, wenn wir es hier nicht mit einer historischen Sache zu thun hätten; und deshalb dürfte die Mittheilung einer Probe damaliger botanischer Speculation hier am Platze sein: „Magnetismus, Elektrismus und Chemismus," sagt Kieser in seinen „Aphorismen", „bilden die heilige Trias der Qualitäten der anorganischen Natur. Diese Trias findet ihr Entsprechendes in aller Organisation . . . . . Unter den auf dem Erdkörper vorhandenen Welten der Organismen bildet die Pflanzenwelt den Magnetismus, das Thier den Elektrismus, der Mensch den Chemismus. Die Pflanze in ihrer Integrität ist der organische Magnet, der Stamm ist der positive, die Wurzel der negative Pol . . . der positive Pol zerfällt daher in neue Differenzen . . . die erste Trias in der Pflanze ist daher Wurzel, Stengel und Blatt."

Den Ausschreitungen der auf der gefährlichen Bahn der Naturphilosophie wandelnden Botaniker trat auf das energischeste der Kantianer Schleiden (geb. 1808, gest. 1881) entgegen. Er

wusste durch eindringliche Kritik, durch Hervorhebung der Entdeckungen R. Brown's und der Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Morphologie der inductiven Methode unter den Botanikern wieder allgemeinen Eingang zu verschaffen. Er that dies durch sein Hauptwerk, welches unter dem Doppeltitel „Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik" und „Die Botanik als inductive Wissenschaft" 1842 bis 1843 in erster Auflage erschien. Die Wirkung dieses Werkes war eine ausserordentliche. Wohl lenkte es auf den richtigen Weg der Beobachtung, auf die Verfolgung der stufenweisen Entwicklung der Pflanze und ihrer Theile; aber so sehr schüchterte Schleiden die zeitgenössischen Botaniker ein, dass viele von ihnen nicht einmal jene Abstractionen, zu welchen die inductiv gewonnenen Beobachtungen sie berechtigten, wagten.

Da indess der richtige Weg der Forschung, Jedem sichtbar, gewiesen und allgemein betreten wurde, so erholte man sich bald von diesem kleinen Rückschlage, und es begann eine in unsere Zeit hineinreichende Periode fruchtbarer Thätigkeit auf allen Gebieten der botanischen Morphologie. Die Entwicklung der Vegetationsorgane wurde hauptsächlich durch Schleiden und Nägeli, die der Blüthe am erfolgreichsten von dem französischen Botaniker Payer verfolgt; sehr förderlich wirkte in den meisten der genannten Richtungen Al. Braun, welcher sich auch um die Erforschung der Blattstellungsgesetze Verdienste erwarb.

16. Die in älterer Zeit nur vermuthete Sexualität der Pflanzen hatte, wie oben bereits mitgetheilt, R. J. Camerarius experimentell bewiesen. Vielfach bestritten, wurde sie von Späteren durch neue Thatsachen immer mehr zur Anschauung gebracht, bis Linné dem Geschlechtsleben der Pflanzen in seinem Sexualsystem allgemeinen Ausdruck verlieh.

Linné glaubte noch, dass die Pollenkörner auf der Narbe platzen und durch den Erguss der Fovilla die Befruchtung sich vollziehe, was bis auf Amici als richtig angenommen wurde. Dieser entdeckte (1823) den Pollenschlauch, dessen Vordringen durch die Mikropyle bis zur Kernwarze Rob. Brown verfolgte. Die von Schleiden aufgestellte Behauptung, dass das Ende des Pollenschlauches in den Embryosack eindringe, hier abgeschnürt werde und die Anlage des Pflanzenkeimes bilde, wurde nach langwierigem Streite endlich von Hofmeister (1849) und Radlkofer (1856) endgiltig widerlegt, und was schon früher von

Amici, Brongniart u. A. behauptet wurde, dass die Eizelle im Embryosack entstehe, aber erst durch den Befruchtungsvorgang zur Weiterentwicklung befähigt werde, über jeden Zweifel erhoben.

Die Zeugungsorgane der Gefäss-Kryptogamen wurden in der Zeit von 1822 bis 1848 entdeckt. Zuerst die Antheridien und Spermatozoïden; die ersten Spermatozoïden hat Nees von Esenbeck im Jahre 1822 gesehen, aber bezüglich ihrer Function unrichtig gedeutet. Erst im Jahre 1848 wurden von Leszcyc-Suminski die Archegonien — am Farnprothallium, welches bis dahin als Cotyledon gedeutet wurde — aufgefunden. Die wichtigsten Arbeiten über die Befruchtung und Embryobildung dieser Gewächse rühren von Hofmeister her.

Die Fortpflanzungsorgane der Algen förderten am meisten Pringsheim und Thuret, die der Pilze Tulasne und De Bary, welche auch die Entwicklungsgeschichte innerhalb der genannten Abtheilungen am genauesten verfolgen. Das schwierige Studium niederster pflanzlicher Organismen, namentlich der Spaltpilze, fand in F. Cohn den erfolgreichsten Förderer.

17. Während Linné die Begrenzung der Gattungen und Arten betrieb, lenkte man später die Aufmerksamkeit auf die grösseren natürlichen Gruppen des Gewächsreiches, wodurch die Idee eines natürlichen Systems, dessen Anfänge schon bei Caesalpin (s. oben, pag. 264) zu finden sind, und zu welchem auch Linné werthvolle Beiträge lieferte, mächtig gefördert wurde. Es gelang nicht nur die Familien, sondern auch weitere Verwandtschaftskreise aufzufinden. Um das natürliche System haben sich Laurent de Jussieu (1774 bis 1836) und A. Pyr. De Candolle (1778 bis 1841), welcher fast auf allen Gebieten der Botanik durch grosse Leistungen sich hervorthat, hohe Verdienste erworben. Die Umgrenzung der Hauptabtheilungen (Acotylen [= Kryptogamen], Monocotylen und Dicotylen), rührt von ihnen her, desgleichen die Gliederung dieser Abtheilungen in Ordnungen und Familien; obwohl durch spätere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Vieles verbessert werden musste. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Rob. Brown's übten grossen Einfluss auch auf die Systematik aus. Der für uns heute so wichtige Unterschied zwischen Angiospermen und Gymnospermen wurde im Wesentlichen von Rob. Brown aufgefunden, anderer wichtiger Forschungen durch ihn nicht zu gedenken. Das Be-

deutungsvollste, was seit Anstreben eines natürlichen Systems vorliegt, sind aber Hofmeister's „vergleichende Untersuchungen“, durch welche auf Grund der Entwicklungsgeschichte der in der Organographie und Systematik auseinandergesetzte Zusammenhang der Abtheilungen des Gewächsreiches von den Moosen aufwärts bis zu den höchstorganisirten Pflanzen, den Angiospermen, nachgewiesen wurde.

18. Bis in die neuere Zeit hielten fast alle Zoologen und Botaniker an der von Linné am bestimmtesten ausgesprochenen und von Cuvier am entschiedensten vertheidigten Ansicht fest, dass die Thier- und Pflanzenarten constant, d. i. auch in den spätesten Generationen mit den gleichen specifischen Kennzeichen versehen seien. Die bedeutendsten Vertreter der gegentheiligen Ansicht kamen schon in der Biologie (III. Abschnitt) zur Sprache, woselbst auch die Hauptpunkte aus der Geschichte der Descendenzlehre und namentlich deren wichtigste Periode, der Darwinismus, hervorgehoben wurde.

Hier sei nur auf die epochemachenden entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten Hofmeister's hingewiesen, welche den Gedanken des genetischen Zusammenhanges der Formen des Pflanzenreichs in der zwingendsten Weise begründeten. Die Bedeutung der Hofmeister'schen Arbeiten für die Botanik und die Naturforschung überhaupt lassen sich nicht besser als durch jene Worte ausdrücken, mit denen Sachs in seiner Geschichte der Botanik über dieselben urtheilte: „Was Häckel erst nach Darwin's Auftreten die phylogenetische Methode nannte, hatte Hofmeister in seinen vergleichenden Untersuchungen lange vorher thatsächlich und mit grossartigstem Erfolge durchgeführt. Als acht Jahre nach Hofmeister's vergleichenden Untersuchungen Darwin's Descendenzlehre erschien, lagen die verwandtschaftlichen Beziehungen der grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches so offen, so tief begründet und so durchsichtig klar vor Augen, dass die Descendenztheorie nur anzuerkennen brauchte, was hier die genetische Morphologie thatsächlich zur Anschauung gebracht hatte“ [263]).

19. Jüngeren Datums als alle bisher in Betracht gezogenen botanischen Wissenszweige ist die Pflanzengeographie. Die ersten Anfänge dieser schon jetzt sich reichlich entfaltenden Disciplin, welche durch Verbindung der Erdkunde, Klimatologie und Geologie mit der Botanik zu einem wichtigen Zweige der

Naturwissenschaften sich gestaltete, liegen weit zurück; sie sind mehr oder minder klar ausgeprägt schon bei Tournefort, Forskal, Wildenow u. A. zu finden*). Aber erst in diesem Jahrhundert wurde der Grund zur Pflanzengeographie durch A. v. Humboldt (1807 und später) gelegt. Dieser grosse Naturforscher fasste die neue Disciplin in erster Linie als botanische Erdbeschreibung auf und versuchte die Pflanzendecke der Erde nach Zonen und Höhenregionen zu classificiren und durch Vegetationsformationen zu charakterisiren. Eine neue Bahn auf diesem Gebiete wurde erst von Schouw (geb. 1789 zu Kopenhagen, daselbst gest. 1852) erschlossen, welcher durch statistische Bearbeitung des floristischen Materials eine grundlegende botanische Eintheilung der Erdoberfläche schuf. Was A. v. Humboldt nicht zugeben wollte, heute aber allgemein anerkannt wird: dass nämlich die botanisch individualisirten Erdgebiete durch ihren specifischen Florencharakter ausgezeichnet seien, wurde zuerst von Schouw dargelegt[264]).

Die Beziehung der Pflanzenverbreitung zu Boden und Klima, die Wanderungen der Gewächse und die Abhängigkeit ihres Auftretens von den übrigen in der Jetztzeit thätigen Factoren erörterten in umfassendster Weise Alph. De Candolle und Grisebach in ihren classischen Werken zwischen 1836 und 1872.

20. Die bisherige Darstellung hat auf die Forschungen des letzten Vierteljahrhunderts, von einigen Einzelnheiten abgesehen, noch keine Rücksicht genommen. Was in diesem Zeitraume zur Weiterentwicklung der wissenschaftlichen Botanik am meisten beigetragen, wurde im vorliegenden Werke selbstverständlich am meisten berücksichtigt, und an den betreffenden Stellen sind die Entdeckungen und in den Noten die Werke und Abhandlungen derjenigen Forscher genannt, welche sich um den heutigen Stand der Botanik am meisten verdient gemacht haben. Hier soll nur die jüngste Periode in der Entwicklung der Botanik im Allgemeinen charakterisirt werden.

Als bedeutungsvollste in diesen Zeitraum fallende Erscheinung tritt uns der Sieg der Darwin'schen Lehre und ihre Rückwirkung auf alle botanischen Disciplinen entgegen. Ganz

---

*) Vergl. hierüber Schouw, „Allgemeine Pflanzengeographie", 1828, p. 21 ffd., woselbst auch die ältere einschlägige Literatur vollständig vorgeführt wird.

besonders klar äussert sich der Einfluss der epochemachenden Ideen dieses grossen Naturforschers in dem Wiedererwachen und in dem Aufblühen der Biologie. Auch die gegenseitige Annäherung der einzelnen botanischen Disciplinen, die durchaus förderliche Einwirkung der einen auf die andere, ist — zum mindesten grossentheils — auf die Wirksamkeit der Darwin'schen Grundgedanken zurückzuführen. Während früher die Physiologie fast gar keinen Einfluss auf die Morphologie ausübte, diese vielmehr jede Einmengung der Physiologie ablehnte, sehen wir nunmehr auf beiden Seiten die Erkenntniss heranreifen, dass nur durch Zusammenwirken dieser beiden Grunddisciplinen die Lösung der botanischen Hauptfragen möglich sei, was in der Einleitung zur Organographie (Bd. II, p. 8) näher auseinandergesetzt wurde, und sonst noch an vielen anderen Stellen, besonders im biologischen Theile dieses Werkes, hervortritt.

21. Die Förderung der Systematik durch botanische Gärten und Herbarien ist allgemein bekannt. Noch immer sind es einzelne Gärten und damit verbundene Museen, wie die zu Berlin, Breslau, Kew, München, Paris, St. Petersburg, Wien u. a., von welchen die bedeutendsten Forschungen auf diesem Gebiete ausgehen.

Die in neuerer Zeit in den Vordergrund getretene entwicklungsgeschichtliche und anatomische Richtung hat dahin geführt, viele botanische Gärten zu botanischen Instituten zu erweitern, wie die zu Bonn, Leipzig, Strassburg, Tübingen, Würzburg u. a., welche neben der systematischen hauptsächlich die morphologische oder die physiologische Forschung pflegen.

Eine Schöpfung der neuen Zeit sind endlich die selbstständigen pflanzenphysiologischen Institute, welche ausschliesslich der physiologischen und der mit ihr untrennbar verbundenen anatomischen Forschung dienen, wie die Institute zu Berlin, Breslau, Göttingen, Prag, Wien u. a.

22. Die hervortretendsten Momente im Entwicklungsgang der botanischen Wissenschaft seien hier noch in Kürze folgendermassen zusammengefasst:

1. Die Botanik als Wissenschaft entwickelte sich erst nach dem Wiedererwachen der Künste und Wissenschaften und schritt, als die inductive Methode die mittelalterliche Scholastik überwunden, gleich den anderen Zweigen der inductiven Forschung in einer vorher ungeahnten Weise vorwärts.

2. War auch schon in der ersten Entwicklungsepoche der wissenschaftlichen Botanik der Grund zur Systematik, Anatomie und Physiologie gelegt, so herrschte doch die beschreibende Richtung vor und gibt dieser Periode die Signatur. Die Linné'schen Ideen kommen zur vollsten Ausbildung.

3. Die nächste Epoche ist durch die Herrschaft der Entwicklungsgeschichte gekennzeichnet, welche von Rob. Brown ihren Ausgang nahm, in Schleiden ihren wirksamsten Anwalt fand und in Hofmeister's vergleichenden Untersuchungen ihre höchste Stufe erreichte. In dieser Periode finden wohl alle Zweige der Botanik eine strenge wissenschaftliche Begründung, werden aber fast durchwegs noch einseitig betrieben.

4. Die gegenwärtige Epoche der Botanik wurde wohl durch Hofmeister vorbereitet, aber erst durch Darwin inaugurirt. Die vergleichende ontogenetische Entwicklungslehre wird mit der phylogenetischen in Verbindung gebracht, die einzelnen botanischen Disciplinen treten in lebendige, sich gegenseitig fördernde Wechselbeziehung, die Biologie erhebt sich rasch aus älteren Anfängen, das zur Zeit der Naturphilosophie zügellos entfesselte speculative Element kommt wieder zur Geltung, wird aber, wie in der Physik und Chemie, durch die inductive Methode in Schranken gehalten.

Noten.

a) Zur Einleitung.

[1]) Huxley, Leitfaden für praktische Biologie, London 1875, deutsch von Thamhayn, Stuttgart 1881. Vorwort.

[2]) Vergl. z. B. K. A. Agardh, Biologie der Pflanzen 1830—32 und Preyer, „Elemente der allgemeinen Physiologie", Leipzig 1883. Ersterer bezeichnet das ganze auf das Leben bezugnehmende Forschungsgebiet als Biologie, Letzterer als Physiologie.

[3]) „. . . . Die ausserordentlich complexe Constitution alles dessen, was organisirt ist, führt nothwendiger Weise zu einer im Organismus thätigen chemischen Coïncidenz. Die Chemie lehrte bisher fast durchwegs nur sehr einfache Vorgänge kennen, z. B. die Wirkung eines Körpers auf einen zweiten, oder die Veränderung eines Körpers durch bestimmte physikalische Einwirkungen (z. B. Temperatur). Nur ganz vereinzelt führt uns die Chemie Processe vor, in welchen drei und mehr chemische Individuen verwickelt sind. So gelingt die Chlorirung mancher organischer Verbindungen durch eine Spur von Jod, ohne dass dieses in das Endproduct eintritt. Aldehyd wird in Crotonaldehyd durch Spuren von Natriumformat verwandelt, ohne dass im Endproduct dieses oder dessen Theile erscheinen würden. Verdünnte Natronlauge wirkt condensirend auf Ketone u. a. Körper ein u. s. w. Gerade derartige complicirte Vorgänge („harmonische Reactionen", wie ich solche im Organismus statthabende chemische Processe in meinen Vorlesungen zu nennen pflege) scheinen im Organismus die Regel zu bilden." Wiesner, Bot. Zeitung 1889, p. 25 und 26.

[4]) S. hierüber Wiesner, „Zur mechanischen Erklärung der Nutation etc." Bot. Zeitung 1884, p. 677; Derselbe, „Die physiol. Bedeutung des absteigenden Wasserstroms etc.", ebendaselbst 1889, p. 1 ffd.

[5]) Darwin, „The power of mouvement of Plants", London 1880.

[6]) Wiesner, „Das Bewegungsvermögen der Pflanze", Wien 1881.

[7]) Wiesner, Bot. Zeitung 1889, p. 1 ffd.

[8]) Ueber Lebensmaterie s. Treviranus, über die „separable Kraft". Autenrieth, beide citirt in Lotze's Artikel „Leben und Lebenskraft" im Handwörterbuch der Physiologie von Wagner (Bd. I, p. I—LVIII). Ueber Lebenskraft s. auch Du Bois-Reymond, Reden. Zweite Folge, Leipzig 1887, p. 1 ffd.

[9]) Preyer, l. c., p. 87.

[10]) Darwin, l. c., p. 129—186 und p. 573.

[11]) Wiesner, „Bewegungsvermögen", p. 203 und ffd.

[12]) Wiesner, „Die heliotropischen Erscheinungen". II. Abtheilung. Denkschrift. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 43 (1880), p. 92.

b) Zum ersten Abschnitt: **Das Leben des Individuums.**

[13]) Engler, „Pflanzenleben unter der Erde", Berlin 1880, p. 15.

[14]) Die bedeutendste Originalarbeit über die Individuumfrage ist: Alex. Braun, „Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniss zur Species etc.", Berlin 1853. Eine eingehende auch die Literatur dieses Gegenstandes sehr vollständig berücksichtigende Schrift ist: „Aufzählung und Kritik der verschiedenen Ansichten über das pflanzliche Individuum" von Carl Fisch, Rostock 1880.

[15]) Alph. Decandolle, „Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques etc." Arch. d. scien. phys. et nat. nouv. pér. T. 50. Genève 1874. Vergl. auch Ascherson's Pflanzengeographie in Frank-Leunis' Synopsis der Pflanzenkunde, Bd. I, 3. Aufl., Leipzig 1883, p. 782 ffd.

[16]) Irmisch, „Zur Morphologie der Knollen- und Zwiebelgewächse", Berlin 1850, p. 212, Anmerkung.

[17]) Wiesner, „Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse". Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 64, I. Abth. (1871).

[18]) Hildebrand, „Einige Beobachtungen über den Witterungseinfluss auf die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen". Engler's Bot. Jahrbücher, Bd. IV (1883), p. 1 ffd.

[19]) Wiesner, „Ueber im Winter 1872—73 beobachtete Vegetationserscheinungen". Oesterr. bot. Zeitschrift 1873, p. 44. Die Pflänzchen der Herbstaussaat blühten im Winter.

[20]) Nielsen P., „Om Ukrudplanter". Tidskrift for Landoekonomi, XIV. 1881. S. auch Bot. Centralbl., IX., p. 232.

[21]) Warming, Bot. Centralblatt 1885, I, p. 317.

[22]) Hildebrand, „Die Lebensdauer der Pflanzen etc." Engler's Bot. Jahrb. II, 1881. Nach Engler (Pflanzenfamilien, II. Th., 6. Abth., p. 44) gibt es auch mehrjährige mit Rhizom oder Knöllchen versehene Burmanniaceen.

[23]) Hildebrand, „Die Fruchtbildung der Orchideen", Bot. Zeitung 1863, p. 341 ffd. S. auch L. Koch, „Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen". Heidelberg 1887, p. 3.

[24]) Wiesner, „Der absteigende Wasserstrom etc.", Bot. Zeitung 1889, p. 1 ffd.

[25]) Der Ausdruck Klinomorphie rührt vom Verfasser her. Ueber die hieher gehörige Erscheinung vergl. auch Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868 und Wiesner in Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 58, I. Abth. 1868.

[26]) Nachdem die von Schimper für verstärktes Dickenwachsthum der Stämme eingeführten Ausdrücke Epinastie und Hyponastie für etwas ganz Anderes, nämlich für bestimmte Formen spontaner Nutation nunmehr ganz allgemein im Gebrauche sind, wählte der Verfasser zur Bezeichnung des verstärkten Dickenwachsthums der Sprosse an der Ober- bezw. Unterseite der Sprossaxen die Ausdrücke Epitrophie und Hypotrophie.

[27]) Ueber Anisophyllie der Sprosse, siehe die gleichzeitig und unabhängig von einander erschienenen Werke, bezw. Abhandlungen von Hofmeister (Allgem. Morphologie 1868, p. 579 ffd.), Frank (Bot. Zeitung 1868, Nr. 51) und Wiesner (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 58, 1868).

Ich habe die Anisophyllie früher für ein ausschliesslich von der Schwerkraft ausgehendes Phänomen gehalten. Fortgesetzte Beobachtungen haben mich zu der im Texte stehenden Auffassung geführt, derzufolge die Lage der Blätter zum Horizont und zur Axe die Massenentwicklung dieser Organe bedingt, die Anisophyllie mithin als ein specieller Fall der Klinomorphie zu betrachten ist.

[28]) Nach Beobachtungen von Knight. Vergl. Treviranus, Beiträge zur. Pflanzenphysiologie, 1811, p. 213. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1881, Bd. II, p. 162.

[29]) Wiesner, „Die undulirende Nutation". Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 77, I. Abth. (1878).

[30]) Wiesner, „Untersuchungen über die Wachsthumsgesetze der Pflanzenorgane". Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 88, 1. Abth., p. 535 ffd.

[31]) Pfeffer, l. c., Bd. II, p. 63.

[32]) Vergl. Wiesner, Bot. Zeitung 1889, p. 1 ffd.

[33]) P. Ascherson in Frank-Leunis' Synopsis der Pflanzenkunde, 3. Aufl. 1883, Bd. I, p. 780, und eigene Beobachtungen.

[34]) Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, I, Leipzig 1887, p. 525.

[35]) Nach Beobachtungen von Dutrochet, Peyritsch und Wiesner (cit. in Wiesner, „Die heliotropischen Erscheinungen", I. Theil, p. 7 und 42, Denkschrift. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 39, 1878).

[36]) Es schien mir zweckmässig, alle Erscheinungen verspäteter Entwicklung keimfähiger Samen unter einen Begriff zu bringen und für diesen das Wort Keimverzug anzuwenden.

[37]) Nobbe und Hänlein, „Ueber die Resistenz von Samen gegen die äusseren Factoren der Keimung". Landwirthschaftliche Versuchsstationen, Bd. XX (1877), p. 72—96.

[38]) Nielsen, l. c. (Vergl. die Note 20, oben p. 284).

[39]) Nach eigenen Beobachtungen.

[40]) und [41]) Winkler, in den Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. I, p. 452.

[42]) Nach Nobbe und Anderen (S. Döbner-Nobbe's Botanik für Forstmänner, Berlin 1882, p. 381) sollen die Samen der Pappeln und Weiden kaum mehr als 5—6 Tage keimfähig bleiben. Alle in dem Absatze mitgetheilten Beobachtungen rühren von dem Verfasser her.

[43]) Vergl. Grisebach, „Vegetation der Erde", Bd. I, p. 311 und 431.

[44]) F. Müller, „Einige Eigenthümlichkeiten der *Eichhornia crassipes*" Kosmos, VII, 183, p. 297 ffd.

[45]) Alex. Braun, „Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur etc.", 1851, p. 225.

[46]) Böhm, „Ueber den vegetabilischen Nährwerth der Kalksalze", Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 71 (1875), 1. Abth. S. auch Stohmann, Annalen der Chemie und Pharmacie, 1862, Bd. 121, p. 319, und Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, p. 260 (1881).

[47]) Warming, „Tropische Fragmente", II, in Engler's Jahrbüchern f. Botanik, Bd. IV.

[48]) L. Koch, „Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen", Heidelberg 1887, p. 6 ffd.

[49]) Eigene Beobachtungen.

[50]) Bd. I, 2. Aufl., p. 192 ffd. S. auch O. Stapf, „Der Landschaftscharakter der persischen Steppen und Wüsten". Oesterr.-ungar. Revue 1888, p. 227 ffd.

[51]) Eigene Beobachtungen.

[52]) G. Haberlandt, „Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze", Wien 1877.

[53]) Grisebach, „Die Vegetation der Erde", 2. Aufl. Leipzig 1884, I, p. 76.

[54]) Die Versuche über die Cultur von *Taraxacum officinale* im dunstgesättigten Raume wurden von dem Verfasser angestellt.

[55]) und [56]) Wiesner, Bot. Zeitung 1889, p. 1 ffd.

[57]) Wiesner, „Die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse". Vergl. oben Note 17, p. 284.

[58]) A. Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, I, p. 85.

[59]) Pfitzer, „Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen", Heidelberg 1882, p. 20.

[60]) Warming in der oben, Note 47 genannten Abhandlung.

[61]) S. Bot. Centralblatt 1885, Bd. I, p. 156.

[62]) A. Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, I, p. 525.

[63]) Die Angaben über den Beginn des Blühens der Waldbäume sind Nördlinger's Forstbotanik, Bd. II, 1876, entnommen.

[64]) Wiesner, „Die heliotropischen Erscheinungen" (s. oben, Note 12), II. Theil, p. 64.

[65]) Wiesner, „Ueber Welken von Blüthen und Laubsprossen". Sitzungsbericht d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 86, I. Abth. (1882).

[66]) Wiesner, l. c. und neue Beobachtungen.

[67]) F. Benecke, Ber. d. deutsch. bot. Ges., II, 1884, p. 192.

[68]) Ascherson, „Ueber Aephicarpie bei *Vicia angustifolia*", Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1884, p. 235 ffd.

[69]) Engler, „Pflanzenleben unter der Erde", Berlin 1880.

[70]) Lundström, Bot. Centralblatt 1886, I, p. 319 ffd. S. auch Battendier, Bull. de la Soc. bot. de France, T. XXX (1883), 4, p. 238.

[71]) Nach eigenen Beobachtungen.

[72]) Kraus G., Bot. Zeitung 1873, p. 401 ffd.

[73]) Haberlandt G., „Ueber die Winterfärbung ausdauernder Blätter", Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 72, I. Abth., 1876. E. Schulz, „Ueber Reservestoffe in immergrünen Blättern", Flora 1888, p. 223 ffd.

[74]) Herm. Müller (Thurgau), Landwirthschaftl. Jahrbücher 1885.

[75]) Ernst A., Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. III (1885), p. 320 ffd.

[76]) Wigand, „Der Baum", Braunschweig 1854. H. v. Mohl, „Ueber die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen", Bot. Zeitung 1860, p. 7 ffd.

[77]) Bachmann, Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. III, p. 25.

[78]) H. v. Mohl, l. c., Wiesner, „Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse“. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 64, I. Abth. (1871).

[79]) Eigene Beobachtung, mitgetheilt von H. Molisch in der nachfolgend citirten Abhandlung.

[80]) H. Molisch, „Untersuchungen über Laubfall“. Arbeiten des pflanzenphysiol. Institutes der k. k. Wiener Universität, XXXI. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 93 (1886).

[81]) H. v. Mohl, l. c., Wiesner, l. c.

[82]) Wiesner, l. c.

[83]) H. Molisch, l. c.

[84]) Askenasy, „Ueber den Einfluss des Wachsthumsmediums auf die Gestalt der Pflanze“, Bot. Zeitung 1870. Rosanoff, „Ueber das Schwimmorgan von *Desmanthus natans*“, Bot. Zeitung 1871.

[85]) Volkens, „Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane“. Jahrbuch des kön. bot. Gartens zu Berlin, Bd. III, 1884, p. 46 ffd.

[86]) H. Schenck, „Biologie der Wassergewächse“. Mit 2 Tafeln, Bonn. 1886.

[87]) Kuntze, Engler's Bot. Jahrbücher, I, p. 191. Drude, „Die Florareiche der Erde“ in Petermann's Mittheilungen, Ergänzungsheft Nr. 74 (1884), p. 40.

[88]) Schenck, l. c.

[89]) Ueber den häufig mit *Rubus australis* verwechselten *Rubus squarrosus* Fritsch, s. Fritsch, Oesterr. bot. Zeitschrift 1886, p. 257.

[90]) Volkens im Jahrbuch des kön. bot. Gartens zu Berlin, Bd. III; ferner „Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste“, Berlin 1887.

[91]) Tschirch, „Einrollungsmechanismen“. Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Bot., Bd XIII, p. 544 ffd. (1882). A. Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, p. 227 ffd.

[92]) Volkens, l. c.

[93]) Von der grossen Hygroskopicität der Gummi- und Schleimarten kann man sich durch folgenden Versuch leicht überzeugen. Wenn ein vollkommen getrocknetes Gummi oder ein derlei Schleim, z. B. arabisches Gummi, das in diesem Zustande staubtrocken ist, im absolut feuchten Raume aufbewahrt wird, so wird es alsbald zu einer homogenen leimigen, hierauf stark erweichenden Masse.

[94]) Ueber die Condensation der Luftfeuchtigkeit durch Secretion hygroskopischer Salze s. Volkens, „Flora der ägyptisch-arabischen Wüste“, p. 27.

[95]) Stahl, „Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Blätter“. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 16 (1882), p. 162 ffd.

[96]) und [97]) A. F. W. Schimper, „Ueber Bau- und Lebensweise der Epiphyten Westindiens“. Bot. Centralblatt, Bd. XVII, Nr. 6—12 (1884).

[98]) A. Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, I, p. 233.

[99]) M. Möbius, „Ueber eine neue epiphytische Floridee“. Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. III, p. 77 ffd. (1885).

[100]) Wiesner, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII, p. 575 ffd.

[101]) L. Koch, Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. V. (1887), p. 350.

[102]) O. Haman, „Zur Entstehung der grünen Zellen bei *Hydra*", Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, XXXVII (1882), p. 457 ffd.

[103]) Ueber Symbiose steriler Pilzmycelien mit lebenden Wurzelenden (Wurzelsymbiose) s. hauptsächlich Frank, Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. III (1885), p. 128 ffd. und p. XXVII (Protokoll der Generalversammlung der d. b. G.).

Ueber Domatien: Lundström, „Die Anpassung der Pflanzen an Thiere", Upsala 1887.

[104]) Ueber die „Bacteroïden" der Wurzelknöllchen der Leguminosen liegen zahlreiche Arbeiten von Brunchorst, Frank, Hellriegel, Lundström, Tschirch u. A. vor, die aber viel Widersprechendes enthalten. Zwei erst nach dem Drucke des betreffenden Absatzes (p. 97) veröffentlichte eingehende Untersuchungen, die eine von Beyerinck (Bot. Zeitung 1888, p. 741 ffd.), die andere von Prażmowski (Bot. Centralblatt 1888, p. 215 ffd.) lassen jetzt wohl keinen Zweifel mehr darüber übrig, dass die Wurzelknöllchen durch Infection von Aussen gebildet werden, mithin in diesen den Leguminosen als solchen nicht eigenthümlichen Bildungen eine bestimmte Form der Symbiose vorliegt. Dass diese, zuerst wohl von Lundström erkannte Symbiose eine die betreffenden Leguminosen förderliche ist, beweisen die umfassenden neuestens veröffentlichten Arbeiten Hellriegel's („Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen", Berlin 1888), denenzufolge die Stickstoffmenge jener Pflanzen, welche Wurzelknöllchen gebildet haben, entschieden zunimmt. Beyerinck hält die Bacteroïden für specifische Spaltpilze, für welche er den Namen *Bacillus Radicicola* in Vorschlag bringt.

[105]) A. F. W. Schimper, „Die Wechselbeziehung zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika", Jena 1888. Daselbst auch eine reichliche Literaturzusammenstellung über die grundlegenden, die Ameisenpflanzen betreffenden Arbeiten von Delpino und Belt, ferner über die anderen bis 1887 erschienenen einschlägigen Untersuchungen. Eine Zusammenstellung der später erschienenen Abhandlungen über Ameisenpflanzen von E. Huth, Kny, Schumann und R. v. Wettstein bringt Ludwig im Biol. Centralblatt (1. December 1888, p. 577 ffd.).

Eine umfassende Bearbeitung der myrmekophilen Pflanzen von Delpino („*Funzione mirmecofila nel regno vegetale*", Bologna 1887—88) ist im Erscheinen begriffen.

[106]) Wiesner, „Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorphylls der Pflanze", Wien 1876. Festschrift der k. k. zool.-bot. Ges. in Wien.

[107]) Berthold, „Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen". Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIII (1882), p. 569 ffd.

[108]) Wiesner, Bewegungsvermögen, Wien 1881. Derselbe, „Einige neue Thatsachen, welche zur mechanischen Erklärung der spontanen Nutation und der fixen Lichtlage der Blätter herangezogen werden können", Bot. Zeitung 1884, Nr. 42—44.

[108a]) Wiesner, Bot. Zeitung, l. c. Kny, „Ueber die Anpassung der Laubblätter an die mechanische Wirkung des Regens und Hagels". Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. III (1885), p. 207 ffd. Derselbe, „Ueber den Wider-

stand, welchen die Laubblätter an ihrer Ober- und Unterseite der Wirkung eines sie treffenden Stosses entgegensetzten", l. c., p. 258 ffd.

[109]) Wiesner, „Grundversuche über den Einfluss der Luftbewegung auf die Transspiration der Pflanzen". Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 96, 1. Abth. (1887), p. 182 ffd.

[110]) Kerner, „Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste", Wien 1876. (Festschrift d. k. k. zool.-bot. Ges.)

[111]) E. Stahl, „Pflanzen und Schnecken". Eine biologische Studie. Jena 1888.

[112]) Ueber Kletterpflanzen s. Darwin, „Climbing plants", London 1875 (deutsch von Carus, Stuttgart 1876).

Bezüglich der im Texte angeführten Angabe Darwin's, dass die Fähigkeit zu winden der Anlage nach allen Pflanzen zukomme (Circumnutation) s. Wiesner, „Das Bewegungsvermögen der Pflanzen", Wien 1881.

[113]) Ueber Verbreitungsmittel der Pflanzen, s. hauptsächlich F. Hildebrand, „Die Verbreitungsmittel der Pflanzen", Leipzig 1873. Speciell über die im Texte angeführten Eigenthümlichkeiten der *Rhizophora Mangle*, s. Warming, in der oben p. 286, Note 47 citirten Abhandlung.

[114]) Engler, „Pflanzenleben unter der Erde", 1880, p. 8.

[115]) P. Ascherson, „Subflorale Axen als Flugapparate". Jahrb. des kön. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin. Herausgegeben von Eichler, Bd. I, 1881, p. 318 ffd.

[116]) Dingler, „Ueber die nach dem Principe des Schraubenfliegers eingerichteten Früchte etc.". Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. V (1887).

[117]) Rathay, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 86 (1882).

[118]) Urban, Jahrb. des kön. bot. Gartens und bot. Museums in Berlin, Bd. IV (1887), p. 256 ffd.

[119]) Caspary, Schriften der kön. phys.-ökon. Ges. zu Königsberg, Bd. 14 (1873), p. 112. Warming, Botanisk. Tidskrift, 3. Reihe, Bd. II (1877), p. 56—63 und Wittrock, Bot. Centralblatt, 1884, I, 227 ffd.

[120]) Irmisch, Beiträge zur Morphologie der Pflanzen, 2. Labiaten, p. 29. Vergl. auch Wittrock, Bot. Centralblatt, 1884, I, p. 227 ffd.

[121]) Wakker J. H. „Ueber die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von *Caulerpa prolifera*". Mitgetheilt im Bot. Centralblatt, 1888, p. 163.

[122]) Vöchting, „Ueber Organbildung im Pflanzenreiche", Bonn 1888.

[123]) J. Sachs, „Ueber Stoff und Form der Pflanzentheile". Arbeiten d. bot. Institutes zu Würzburg, Bd. II, 475 ffd.

[124]) F. W. C. Areschoug, „Ueber Reproduction von Pflanzentheilen". Bot. Centralblatt, 1887, III, p. 186 ffd. und p. 220 ffd.

[125]) Prantl, „Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln", Arbeiten d. bot. Institutes zu Würzburg, Bd. I (1874), p. 546 ffd.

[126]) Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1859, Bd. II, p. 531 ffd.

[127]) H. W. Reichardt, „Ueber das Alter der Laubmoose". Verhandlungen der k. k. zool.-bot. Ges., Wien 1860.

[128]) Schorler, „Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen der Hölzer". Inaug.-Diss. Jena 1883.

[129]) H. Molisch, „Zur Kenntniss der Thyllen etc.". Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 97, I. Abth. (1888), p. 277.

[130]) Krabbe, Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Bot., Bd. 18 (1887), p. 381, 382 ffd.

[131]) C. Bütschli, „Gedanken über Leben und Tod". Zool. Anzeiger, 1882, p. 64.

A. Weismann, „Ueber Dauer des Lebens", Jena 1882. Derselbe, „Ueber Leben und Tod", Jena 1884. S. auch die einschlägigen Arbeiten von K. Möbius und Weismann im Biol. Centralblatt, Bd. IV, p. 389 ffd. und 650 ffd.

Die hemmende Wirkung, welche die Erzeugung von Geschlechtszellen auf die Weiterentwicklung der Pflanzenorgane ausübt, scheint sich auch in der Thatsache auszudrücken, dass, während ein Laubtrieb die Fähigkeit hat, ohne Ende durch die Thätigkeit seiner Terminalknospe weiter zu wachsen und neue Organe zu bilden, wenn nicht die Ernährung störende Einflüsse sich geltend machen, alle Stammaxen, welche Blüthen erzeugen, keiner Wiederentwicklung mehr fähig sind. Ausnahmen, wie „durchwachsene Rosen" u. dgl. sind pathologische Bildungen, welche stets auch mit Unfruchtbarkeit verknüpft zu sein scheinen. Es soll indess nicht in Abrede gestellt werden, dass auch noch andere im Sinne der „mechanischen Coïncidenz im Organismus" thätige Momente eintreten können, welche der Weiterentwicklung der Sprosse und auch der Blüthensprosse eine Grenze setzen.

[132]) Wiesner, „Mikroskopische Untersuchungen", Stuttgart 1872, p. 113.

[133]) E. Schumacher, „Beiträge zur Morphologie und Biologie der Hefe". Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität. II., Sitzungsber. d. kais. Akad. der Wissensch., Bd. 70, I. Abth. (1874).

[134]) Schröder, „Ueber Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen". Arbeiten des bot. Institutes zu Tübingen, Bd. II (1886). Die älteren Beobachtungen über Vitalität von *Chlamydococcus pluvialis* von Flotow, Al. Braun und Cohn sind in dieser Abhandlung angemerkt.

[135]) F. Haberlandt, „Der allgem. landwirthschaftl. Pflanzenbau", Wien 1879, p. 62 ffd.

[136]) Nach eigenen Beobachtungen.

[137]) Schröder, l. c. p., 18.

[138]) W. Manasseïn in Wiesner's „Mikroskopische Untersuchungen", p. 155 ffd.

[139]) Schumacher, l. c., und eigene Beobachtungen.

[140]) Hoppe-Seyler, in Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. XI (1875).

Agardh, Flora, 1828. Cohn, „Die Algen des Carlsbader Sprudels", Abhandlungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur, 1862. Hansgirg, „Beiträge zur Kenntniss der böhmischen Thermal-Algenflora". Oesterr. bot. Zeitschr., 1884, p. 276 ffd.

[141]) Schumacher, l. c., und eigene Beobachtungen.

[142]) Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft IV, p. 38 und 51.

[143]) Wiesner, l. c., p. 101.

[144]) Charpentier, „Essai sur les glaciers etc.", Lausanne 1841, p. 97. Bot. Zeitung 1843, p. 13.

[145]) O. Löw, „Ueber den verschiedenen Resistenzgrad im Protoplasma". Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. XXXV (1885).

c) Zum zweiten Abschnitte: **Die biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung.**

Ch. K. Sprengel, „Das entdeckte Geheimniss der Natur", Berlin 1793.

Ch. Darwin, „Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insecten befruchtet werden", London 1862. Zweite Auflage der deutschen Uebersetzung von Carus, Stuttgart 1877.

Ch. Darwin, „Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art". Deutsch von Carus, Stuttgart 1877.

Delpino, „Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale", Milano 1870—74.

Herm. Müller (Lippstadt), „Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insecten". Im I. Bande des Schenk'schen Handbuchs der Botanik. Breslau 1879, p. 1 ffd.

---

[146]) Engler, Natürliche Pflanzenfamilien, II, p. 1, 1881.

[147]) Errera und Gevaest, Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belgique, 1878.

[148]) Ueber Heterostylie: Darwin, l. c. Hildebrand, „Die Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung", Leipzig 1867. Derselbe, „Ueber die Lebensverhältnisse der Oxalisarten", Jena 1884.

[149]) Rathay, „Die Geschlechtsverhältnisse der Reben und ihre Bedeutung für den Weinbau", Wien 1882. L. c. p. 32 gibt der Verfasser an, dass die Fremdbestäubung des Weinstockes durch den Wind erfolge. Nach mündlichen Mittheilungen des Herrn Verfassers kommt auch Insectenbefruchtung beim Weinstocke vor.

[150]) Sanio, „Ueber Monoecie bei *Taxus baccata*". Deutsche bot. Monatschrift, I (1883). E. Heinricher, „Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blüthenmorphologie". Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 87, I. Abth. (1883).

[151]) Metz, „Geschlechtsänderung einer Weide". Deutsche bot. Monatschrift, I (1883), p. 93 ffd.

[152]) Gaston Bonnier, „Sur les différentes formes des fleurs de la même éspèce". Bull. de la Soc. bot. de France 1884, p. 240 ffd.

[153]) F. Heyer, „Untersuchungen über das Verhältniss des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen", Halle 1883.

[154]) Heyer, l. c.; den entgegengesetzten Standpunkt vertritt H. Hoffmann, „Ueber den Einfluss der Dichtsaat auf die Geschlechtsbestimmung". Berichte der oberhess. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, XIX (1880).

[155]) Godron, „Ueber das Blühen der Gräser", Mém. de la Soc. nationale des sciences natur. de Cherbourg, XVI., p. 105 ffd. S. hierüber auch Settegast, „Die Methode zur Züchtung neuer Getreidevarietäten". In Fühling's Landwirthschaftl. Zeitung, 1885, p. 688 und 747 ffd.

[156]) „Ueber extraflorale Schauapparate". Johow, Jahrbuch des kön. bot. Gartens zu Berlin 1884.

[157]) Rathay, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 86, I. Abth. (1882).

[158]) K. W. von Dalla Torre. „Ueber Heterotrophie, ein Beitrag zur Insectenbiologie". Kosmos, 1886. Bd. I, p. 12—19.

[159]) Eine möglichste Vollständigkeit anstrebende Eintheilung der Blüthen nach den ihre Befruchtung bedingenden Insecten rührt von Herm. Müller her. (S. dessen Abhandlung in Schenk's Handbuch der Botanik. Bd. I, p. 1 ffd.)

[160]) Dunning, Transact. of the Entom. Soc. of London, 1886.

[161]) Bennet, Proced. British Assoc. for the Advancement of Science 1881.

[162]) H. Müller, „Biologische Bedeutung des Farbenwechsels beim Lungenkraut". Kosmos, VII, 1883, p. 214 ffd. S. auch Biol. Centralblatt, IV, p. 196 ffd., wo F. Ludwig denselben Gegenstand mit Bezug auf die Arbeiten von Sprengel, Delpino, Fritz und Herm. Müller behandelt.

[163]) F. Hildebrand, „Ueber einige Bestäubungseinrichtungen". Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1883, p. 457 ffd.

[164]) Graf Solms-Laubach, „Die Geschlechtsdifferenz bei den Feigenbäumen". Bot. Zeitung, 1885, Nr. 33—36. S. auch die Abhandlungen v. Fritz Müller und Graf Solms-Laubach im Bot. Centralblatt, XI (1882), p. 320 ffd. und p. 384.

[165]) und [166]) Warming, Biol. Centralblatt, 1888, p. 193 ffd.

[167]) Herm. Müller, l. c., und in späteren Abhandlungen.

[168]) „Ueber Rückkehr zur Windblüthigkeit", s. H. Müller, l. c., p. 74.

[169]) Nach Beobachtungen von Caspary und Arcangeli. Biol. Centralblatt, Bd. VIII (1888), p. 203.

[170]) Schenck, „Biologie der Wassergewächse", Bonn 1886, p. 112 ffd.

[171]) Th. Belt, „The Naturalist in Nicaragua", London 1874.

[172]) Lund und Kjärkskou, „Morph.-anat. Beskrivelse af Brassica etc.". Bot. Tidskr., XV, 1885. S. auch Bot. Jahresber., 1885, p. 753.

[173]) Ueber Bastardbildung im Pflanzenreiche sind von neueren Werken, in welchen auch die älteren Schriften von Kölreuter, Gärtner u. A. citirt sind, hervorzuheben: Wichura, „Die Bastardbildung im Pflanzenreiche", Breslau 1865; Darwin, „Effects of Cross and Self Fertilisation in the vegetable Kingdom", London 1877 (deutsch von Carus, Stuttgart 1877); Focke, „Die Pflanzenmischlinge", Berlin 1881.

Sehr interessant sind die von Strasburger im Bonner bot. Garten ausgeführten Versuche über Pfropfhybriden verschiedener Solanaceen. Es zeigte sich u. A., dass sich Datura-Sprosse auf Kartoffelstauden und umgekehrt pfropfen lassen, und dass überhaupt zwischen den verschiedensten Gattungen der Solanaceen Verwachsungen möglich sind. S. Bot. Jahresber., Bd. XIII, 1, p. 708 ffd. (Berlin 1887).

[174]) Ueber Dichotypie s. Focke, „Ueber einige Fälle von Dichotypie", Abhandlung des naturhist. Vereines zu Bremen, Bd. IX, 1887, Heft 4.

[175]) Ueber die zeitweise Kleistogamie von *Dicliptera assurgens Gris.*, s. Baron E. Egger's Bot. Centralblatt, 1881, IV, p. 57.

[176]) Wiesner, „Ueber Vegetationserscheinungen im Winter 1872—73". Oesterr. bot. Zeitschr., 1873, p. 41 ffd.

[177]) O. Kuntze, „Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Wetterungunst und Thiere", Leipzig 1877.

[178]) A. Kerner, „Die Schutzmittel des Pollen", Innsbruck 1872.

[179]) A. Kerner, „Die Schutzmittel der Blüthe gegen unberufene Gäste", Wien 1876 (Festschrift der k. k. zool.-bot. Ges.).

[180]) Ueber Apogamie s. A. de Bary, Bot. Zeitung, 1878, p. 449 ffd.; Reinke, „Ueber Apogamie bei Bangia", Bot. Zeitung 1878, p. 301; Strasburger, „Ueber Befruchtung und Zelltheilung", Jena 1878, p. 64 ffd.; E. H. Hunger, „Ueber einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie", Bautzen 1878.

Ueber Parthenogenesis: A. Braun, „Die Parthenogenesis bei Pflanzen", Abhandlungen der Berliner Akademie 1855, und Hanstein, „Die Parthenogenesis der Caelebogyne" in dessen Bot. Abhandlungen, Bonn 1877.

Da de Bary (l. c., p. 481) unter Parthenogenesis blos „reguläre Embryobildung aus unbefruchtet entwicklungsfähigen Eizellen" versteht, so hält er die Samenbildung der Caelebogyne nicht für eine parthogenetische Erscheinung. Strasburger theilt diese Auffassung bezüglich aller jener Pflanzen, welche Adventivembryonen bilden (l. c., p. 82).

[181]) Strasburger, l. c., auch Drude, in Schenk's Handbuch der Botanik, I, p. 682.

[182]) De Bary, l. c., p. 449 ffd. Daselbst auch die ältere Literatur und der Hinweis auf die ersten Beobachtungen über Apogamie (bei *Pteris cretica*) von Farlow (Quarterly Journal of microcopical science, new Series, vol. XIV, p. 267 und Bot. Zeitung, 1874, p. 180).

[183]) E. H. Hunger „Ueber einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie", Bautzen 1887. Hier auch einige Angaben über die Apogamie der *Poa alpina*.

Es schien mir nicht unberechtigt, das Zusammentreffen der Unfruchtbarkeit der Artbastarde mit der fast abnormen Ueppigkeit ihrer Vegetationsorgane im Texte zu betonen, um die — wie ich meine — nicht gesuchte Analogie zwischen dem Verhalten dieser Hybriden und den apogamen Pflanzen hervorzuheben.

d) Zum dritten Abschnitt: **Die Entwicklung der Pflanzenwelt.**

Lamarck, „Philosophie zoologique", Paris 1809, 2 Bde., deutsch mit biographischer Einleitung, Jena 1875.

Darwin Charles, „Origin of species by means of natural selection; or the preservation of favoured races in the struggle for life", London 1859, deutsch von Carus, Stuttgart 1872. In der Folge kurz mit „Entstehung der Arten" nach der 6. deutschen Auflage (Stuttgart 1876), citirt.

Darwin Charles, „Variation of animals and plants under domestication", London 1868, 2 Bde., deutsch von Carus, Stuttgart 1878.

Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre", München und Leipzig 1884. In der Folge mit dem Schlagworte „Abstammungslehre" citirt.

---

[184]) Pfitzer, „Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen", Heidelberg 1882, p. 2.

[185]) Darwin, Entstehung der Arten, p. 2.

[186]) Nägeli, „Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art", München 1865, p. 47. Derselbe, Abstammungslehre, p. 85.

[187]) Wiesner, „Der Kreislauf des Stoffes in der Pflanzenwelt". Oesterr. bot. Zeitschr., 1878, p. 357—359.

[188]) Nägeli, Abstammungslehre, p. 55.

[189]) Der Gedanke, dass innerhalb des Bodens unter Mitwirkung jener Molekularkräfte, welche in den merkwürdigen Eigenschaften der Feinerde zum Ausdrucke kommen, Urzeugung stattgefunden haben mochte, oder noch stattfinden könne, wurde schon vor Nägeli, meines Wissens zuerst von G. Tschermak in dessen geistvoller Rede: „Die Einheit der Entwicklung in der Natur" (Almanach d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien 1876) ausgesprochen.

[190]) Compt. rend., 1867, p. 929.

[191]) Kerner, „Vorläufige Mittheilung über die Bedeutung der Asyngamie für die Entstehung der Arten", Innsbruck 1874.

[192]) Darwin. „Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication". Zweite Auflage der deutschen Uebersetzung, 1875, p. 400.

[193]) Wilh. Roux, „Der Kampf der Theile im Organismus", Leipzig 1881.

[194]) Nägeli, Abstammungslehre, p. 149 und 150. Vergl. Focke's Gegenbemerkungen. Bot. Jahresber. 1884, p. 667 ffd.

[195]) Hofmeister, Allgemeine Morphologie, Leipzig 1868, p. 568.

[196]) Darwin, Entstehung der Arten, p. 84.

[197]) Darwin, l. c., p. 94 ffd. Spätere Untersuchungen haben ergeben, dass eine wenn auch stark eingeschränkte Befruchtung des rothen Klees ohne Mitwirkung von Hummeln stattfindet, und zwar durch Bienen, ja selbst auf autogamen Wege. (Armstrong, „The fertilisation of the red clower". The Gardeners Chronicle. New. Ser. XX (1883), p. 623—24.)

[198]) Hofmeister, Allgemeine Morphologie, p. 565.

[199]) Hoffmann, „Culturversuche". Bot. Zeitung 1876, p. 547 ffd.

[200]) Darwin, l. c., p. 105.

[201]) Engler, „Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt". Bd. II, p. 318 ffd. Drude, „Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen", in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. III, 2, p. 214 ffd.

[202]) Engler, l. c.; Drude, l. c., p. 206 ffd.

[203]) Ueber Neottia s. Wiesner in Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. VIII (1872), p. 575.

[204]) Grisebach, Gesammelte Abhandlungen, 1882, p. 422 ffd.

[205]) Pringsheim, „Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen". Jahrb. f. wissensch. Bot., II (1860), p. 28. Drude in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. III 2, p. 239. Vergl. dagegen Göbel in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II, p. 401.

[206]) S. hierüber Nägeli's Abstammungslehre, besonders Cap. III, „Ursachen der Veränderung", p. 103 ffd. Ich stehe, wie aus meiner in der Note 187 citirten Abhandlung und aus Bd. II, p. 394—395 dieses Werkes hervorgeht, auf dem Standpunkt der Vervollkommnungshypothese, ohne aber der Nägeli'schen Begründung derselben durch Heranziehung der Micellarhypothese mich anzuschliessen. Vergl. Wiesner, „Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut". Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 93, I. Abth. (1886), p. 17 ffd.

[207]) Weismann, „Ueber Vererbung", Jena 1883. Derselbe, „Ueber die Continuität des Keimplasma", Jena 1885. Derselbe, „Ueber die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie", Jena 1886. Die Weismann'sche Lehre setzt eine im Laufe von Generationen einer Art sich ein-

stellende Verschiedenheit des Keimplasma voraus. Diese Verschiedenheit des Keimplasma ist aber entweder auf die Vervollkommnungstendenz zurückzuführen, oder sie ist in einer Uebertragung neu erworbener Eigenschaften des Individuums auf ihr Keimplasma begründet. Im ersten Falle congruirt Weismann's Lehre im Wesentlichen mit der Nägeli'schen, im zweiten Falle mit der Darwin'schen Theorie. — Vergl. auch C. Claus, „Ueber die Werthschätzung der natürlichen Zuchtwahl als Erklärungsprincip", Wien, A. Hölder, 1888.

e) Zum vierten Abschnitt: **„Die Verbreitung der Pflanzen".**

A. v. Humboldt, „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer", Tübingen 1807.

J. F. Schouw, „Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie". Aus dem Dänischen übersetzt vom Verfasser. Berlin 1823.

Alph. De Candolle, „Géographie botanique raisonnée", Paris und Genf 1855, 2 Bde.

A. Grisebach, „Die Vegetation der Erde", Leipzig 1872, 2. Bde. 2. Aufl. 1884. Die nachfolgenden Citate beziehen sich auf die 2. Aufl.

A. Engler, „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärzeit." 1. Bd., Leipzig 1879, 2. Bd., Leipzig 1882.

O. Drude, „Die Florenreiche der Erde", Gotha 1884 (Ergänzungsheft Nr. 74 zu Petermann's Geogr. Mittheilungen).

---

[208]) Hann, „Handbuch der Klimatologie", Stuttgart 1883, p. 58.

[209]) und [210]) A. v. Humboldt, l. c., Meyen, „Grundriss der Pflanzengeographie etc.", Berlin 1836.

Eine dem gegenwärtigen Stande der Erfahrung Rechnung tragende graphische Darstellung der Vegetationszonen der Erde enthält Drude's Atlas der Pflanzenverbreitung, Gotha 1887, Blatt 3.

[211]) Hann, l. c., p. 151 ffd.

[212]) Drude, „Pflanzengeographie. Nach der ersten Darstellung von A. Grisebach neu bearbeitet"; aus dem Werke von G. Neumayer, „Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen etc.". 2. Auflage, Berlin 1888, Bd. II, p. 142 und 143.

[213]) Grisebach, „Die Vegetation der Erde", Bd. I, p. 5.

[214]) Wiesner, „Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transspiration der Pflanze". Sitzungsber. d. kais. Akad. der Wissensch., Bd. 74 (1876), I. Abth.

[215]) Grisebach, l. c. Bd. I, p. 90. (Vergl. auch die 1. Aufl., I, p. 93.)

[216]) Grisebach, l. c. Bd. I, p. 86.

[217]) Hann, l. c., p. 297.

[218]) Vergl. Hann, l. c. p. 95, ferner Stapf, „Der Landschafts-Charakter der persischen Steppen und Wüsten". Oesterr.-ungar. Revue, Bd. IV (1888), p. 232 ffd.

[219]) Ueber den Einfluss des Bodens auf die Vegetation s. F. Unger, „Ueber den Einfluss des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse", Wien 1836. J. Thurmann, „Essai de phytostatique appliqué à la chaine du Jura",

Bern 1849. O. Sendtner, „Die Vegetationsverhältnisse des bayerischen Waldes“, München 1860.

[220]) Vergl. dagegen Grisebach, l. c., Bd. I, p. 246.

[221]) S. hierüber P. Ascherson in Frank-Leunis' Synopsis des Pflanzenreiches. Dritte Auflage, Bd. I, p. 792.

[222]) Es kann wohl gar keinem Zweifel unterliegen, dass *Acorus Calamus* unserer Flora nicht ursprünglich angehörte, seine Heimat vielmehr in Indien, Sibirien und in den südlichen und südwestlichen Uferländern des Schwarzen Meeres liege. Die Einschleppung dieser Pflanze aus den genannten Ländern, namentlich durch die Tartaren, welche den Kalmus überall mitschleppten, da sie Wasser nur nach Zusatz dieses Gewürzes tranken, ist nach Daten, welche ich Herrn Dr. O. Stapf verdanke (besonders hervorzuheben sind: Mathioli Comment. Discor., 1558, p. 19—21 und Clusius, Rar. plant. hist., 1601, p. 230 ffd.), sichergestellt. Hingegen wird die häufig reproducirte, *Artemisia Absinthium* und *Aristolochia Clematitis* betreffende Angabe (s. Ascherson, l. c., p. 795) von mancher Seite als nicht genügend begründet angesehen.

[223]) Ihne, „Geschichte der Einwanderung von *Xanthium spinosum*“. Ber. d. oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 1880, p. 80 ffd. Ueber eingeschleppte und verwilderte Pflanzen s. auch P. Ascherson in der Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, Bd. III, p. 432 ffd.

[224]) Watson, „Compendium of the Cybele Britannica“, London 1870. Vergl. auch die älteren Schriften desselben Autors: „Cybele Britannica“, 4 Bde., London 1817—1859.

[225]) P. Ascherson in Frank-Leunis' Synopsis, l. c., p. 794.

[226]) Forbes, Report of the meeting of the British assoc. Cambridge, 1845, ferner Memoirs of the Geological Survey, London 1848.

[227]) P. Ascherson, l. c., p. 788.

[228]) Ducke, „Die Alpenflora Oberschwabens“. Württemb. naturw. Jahreshefte, XXX (1874), p. 226 ffd.

[229]) Engler, „Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt“, Bd. I, p. 169.

[230]) Kerner, „Pflanzenleben der Donauländer“, Innsbruck 1863, p. 248 und p. 314.

[231]) Unger, „Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt“, 1852.

[232]) Alph. De Candolle, Géogr. bot. rais. (S. oben p. 295.)

[233]) A. Engler, „Geschichte der Pflanzenwelt“. (S. oben p. 295).

[234]) O. Heer, „Flora fossilis arctica“, Zürich 1868 und später.

[235]) M. Neumayr, „Erdgeschichte“, Leipzig 1887, II, p. 501, 510.

[236]) Grisebach, l. c., Bd. I, p. 11 ffd. Drude, „Pflanzengeographie“ in Neumayer's „Anleitung“ (genauer in der Note Nr. 212 citirt), p. 153 ffd.

[237]) Grisebach, l. c., Bd. I und II. Drude, l. c., p. 168 ffd.

[238]) Grisebach, l. c., Bd. II, p. 128, 348 ffd.

[239]) Grisebach, l. c., Bd. I, p. 150 ffd. Daselbst auch die abweichenden Ansichten von Vaupell und Steenstrup.

[240]) „Ueber das Vorkommen der Trüffel“, s. Frank in Leunis-Frank's Synopsis, Bd. III, p. 365.

[241]) und [242]) Hann, „Klimatologie“, p. 510.

[243]) S. hierüber hauptsächlich E. Tietze, „Zur Theorie der Entstehung der Salzsteppe". Jahrbuch der k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 27 (1877), p. 341 ffd., woselbst auch die Literatur sehr vollständig zusammengestellt ist.

[244]) O. Stapf, „Der Landschaftscharakter der persischen Steppe und Wüste". Oesterr.-ungar. Revue, Bd. IV (1888), p. 227 ffd.

[245]) A. Kerner, „Pflanzenleben der Donauländer", Innsbruck 1863, p. 17 ffd.

[246]) Ueber die oceanischen Formationen, s. Drude, „Die Florenreiche der Erde", p. 39 ffd. Speciell über Seegräser, d. i. über die im Meere auftretenden den Potameen und Hydrocharitaceen angehörigen Phanerogamen: Ascherson, „Die geographische Verbreitung der Seegräser" in Neumayer's Anleitung (s. oben Note 212), Bd. II, p. 191 ffd.

[247]) Kjellmann, Geographisches Jahrbuch, Bd. VIII (1880), p. 241.

[248]) Drude, „Pflanzengeographie", l. c., p. 182.

[249]) P. Ascherson in Frank-Leunis Synopsis (siehe unter Note Nr. 221), Bd. I, p. 790.

[250]) Nach neueren Beobachtungen auch im assyrischen Kurdistan (Boissier, Flora orient. IV. 19) und nach mündlichen Mittheilungen des Herrn Dr. Stapf auch bei Bakakri (cca. 38° Oe. L. Paris, 37° 20′ N. Br.) neuestens beobachtet, aber auch wieder nur sparsam an sehr vereinzelten Standorten.

[251]) Meyen, „Grundriss der Pflanzengeographie etc.", Berlin 1836.

[252]) Schouw, Grundzüge, s. oben, p. 295.

[253]) Grisebach, „Vegetation der Erde", Bd. I, p. 3.

[254]) Bei Ausführung unserer botanischen Erdkarte wurden benützt: Die beiden Karten in Grisebach's „Vegetation der Erde" und das Blatt Nr. 1 in Drude's „Florenreiche". Die auf unserer Karte in's Meer fallenden Grenzlinien der Grisebach'schen Vegetationsgebiete dienen blos zur deutlicheren Abgrenzung der letzteren.

[255]) A. Engler, „Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt", s. oben, p. 295.

[256]) und [257]) Drude, „Die system. und geographische Anordnung etc." (s. das vollständige Citat unter Note Nr. 201), p. 198 ffd.

f) Zum Anhang: **Die historische Entwicklung der Botanik.**

[258]) William Whewell, „History of the inductive Sciences from the earliest to the present times", III Vol., London 1840. Deutsche Uebersetzung von J. J. v. Littrow, 3 Theile, Stuttgart 1840—41.

[259]) A. v. Haller, „Bibliotheca botanica", Tiguri 1771—72.

Kurt Sprengel, „Geschichte der Botanik", Altenburg und Leipzig, Brockhaus 1817—18, 2 Theile.

G. W. Bischoff, „Lehrbuch der allgem. Botanik", 1834—39, Bd. III, 2.

E. Meyer, „Geschichte der Botanik", 4 Bde., Königsberg 1854—57.

K. Jessen, „Botanik der Gegenwart und Neuzeit in culturhistorischer Entwicklung", Leipzig 1865.

J. Sachs, „Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860", München 1875.

[260]) Die zahlreichen Ausgaben der botanischen Schriften des Theophrast sind in Pritzel, Thesaur. lit. bot., p. 314—15, zusammengestellt.

[261]) Aristoteles wird von vielen, namentlich älteren Geschichtsforschern in ganz anderer Weise als in obigem Texte beurtheilt. Aubert, Wimmer u. A. stellen Aristoteles nicht nur als grossen Naturforscher, sondern als Begründer der Biologie hin, von dessen Wirken die Naturforschung in ihren wichtigsten Theilen ausgehe. Zur Rechtfertigung meines Standpunktes berufe ich mich u. A. auf Whewell's Geschichte der inductiven Wissenschaften, und auf die bekannte Rede, welche Tyndal bei der Versammlung der British Association zu Belfast im Jahre 1874 hielt. Daselbst heisst es u. A.: Aristoteles setzte Worte an die Stelle der Dinge, Subjecte an die Stelle des Objectes, er verkehrte den richtigen Gang der Dinge, indem er vom Allgemeinen zum Besonderen ging, statt vom Besonderen zum Allgemeinen . . . . Seine Begriffe von Bewegung waren unphysikalisch; nach seiner Auffassung sind die Bewegungen „natürliche oder unnatürliche", „bessere oder schlechtere" u. s. w. Zu solchen Unterscheidungen gelangte er, da keine wirklich mechanische Vorstellung desselben sich im Grunde seines Geistes befand . . . . Er bestimmte a priori, wie viel Gattungen von Thieren existiren müssten u. s. w.

[262]) Eine Zusammenstellung sämmtlicher Ausgaben des Dioscorides (35 an der Zahl) befindet sich in Pritzel's Thesaurus lit. bot., p. 84—87. (S. die Anmerkung auf p. 257.)

[263]) Sachs, „Geschichte der Botanik" (s. Note Nr. 259), p. 297.

[264]) Schouw, l. c. Vergl. auch A. v. Humboldt, Kosmos, Bd. I (1845), p. 376, woselbst sich der berühmte Autor gegen Schouw's wohlbegründete Aufstellung von Florenreichen wendet.

I. Sachregister.

II. Register der systematischen Gattungsnamen.

Druck von R. v. Waldheim in Wien